

HANDBUCH
DER
VERGLEICHENDEN PHYSIOLOGIE

BEARBEITET VON

E. BABÁK (PRAG), S. BAGLIONI (SASSARI), W. BIEDERMANN (JENA), R. DU BOIS-REYMOND (BERLIN), F. BOTTAZZI (NEAPEL), E. v. BRÜCKE (LEIPZIG), R. BURIAN (NEAPEL), R. EHRENBERG (GÖTTINGEN), L. FREDERICQ (LÜTTICH), R. F. FUCHS (BRESLAU), S. GARTEN (GIESSEN), E. GODLEWSKI (KRAKAU), C. v. HESS (MÜNCHEN), J. LOEB (NEW-YORK), E. MANGOLD (FREIBURG), A. NOLL (JENA), H. PRZIBRAM (WIEN), J. STROHL (ZÜRICH-NEAPEL), R. TIGERSTEDT (HELSINGFORS), E. WEINLAND (ERLANGEN), O. WEISS (KÖNIGSBERG), H. WINTERSTEIN (ROSTOCK)

HERAUSGEGEBEN VON

HANS WINTERSTEIN
IN ROSTOCK

DRITTER BAND

PHYSIOLOGIE DES ENERGIEWECHSELS
PHYSIOLOGIE DES FORMWECHSELS

ZWEITE HÄLFTE

MIT 1 TAFEL UND 546 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1910—1914



Inhalt des III. Bandes, 2. Hälfte.

Allgemeiner Teil.

Die Produktion von Wärme und der Wärmehaushalt.

Von **Robert Tigerstedt,** Helsingfors.

Mit 13 Abbildungen im Text.

I. Die Quelle der tierischen Wärme.

Jede mit Entfaltung von aktueller Energie verbundene Tätigkeit der Organismen stellt einen dissimilatorischen Prozeß dar, bei welchem komplizierte Moleküle in einfachere gespalten werden.

Diese Spaltung kann entweder ohne Zufuhr von freiem Sauerstoff erfolgen, oder auch findet sie unter Sauerstoffaufnahme statt. Im ersten Falle kann die Spaltung nicht bis zu den letzten Zersetzungsprodukten getrieben werden, sondern bleibt auf einer wesentlich niedrigeren Stufe stehen, während die unter Aufnahme von Sauerstoff hervorgebrachte Zersetzung viel weiter und in vielen Fällen bis zum vollständigen Zerfall der angegriffenen Moleküle getrieben wird.

Ein klassisches Beispiel einer Spaltung der ersten Art bietet uns der bei der alkoholischen Gärung stattfindende Vorgang, wo der Traubenzucker in Kohlensäure und Alkohol zerfällt. Aus 180 g $C_6H_{12}O_6$ entstehen dabei 88 g CO_2 und 92 g $C_2H_5 \cdot OH$. Da 180 g Traubenzucker 677,2 und 92 g Alkohol 651,2 Kal. entsprechen, werden bei diesem Vorgang nur 26 Kal. freigemacht, während bei der vollständigen, bei Gegenwart von Sauerstoff erfolgenden Spaltung des Traubenzuckers, wo dieser in je 6 Mol. CO_2 und H_2O zerfällt, 677,2 Kal. entstehen.

Wenn eine und dieselbe Substanz unter Aufnahme von Sauerstoff bis zu ihren letzten Verbrennungsprodukten zersetzt wird, liefert sie also eine wesentlich größere Wärmemenge, als wenn sie nur eine intramolekulare Spaltung erleidet.

Bei den niedersten Pflanzen finden sich in großer Anzahl solche vor, die nur bei Ausschluß von Sauerstoff leben können (anaërobe Bakterien); andere, wie der Gärpilz, vermögen sowohl eine anaërobe Lebensweise zu führen, als auch in sauerstoffhaltiger Atmosphäre zu leben; wieder andere, und zwar alle höheren Pflanzen, können nur bei Gegenwart von Sauerstoff am Leben bleiben. Eine nähere Dar-

stellung der Atmung und Gärung bei den Pflanzen würde indessen zu viel Raum beanspruchen und muß daher hier wegbleiben (vgl. diesbezüglich auch Bd. II, 1. Hälfte).

Unter den Tieren begegen wir zahlreichen Beispielen von Leben ohne Sauerstoffaufnahme, wo also die bei den Lebensvorgängen notwendige Energie durch intramolekulare Atmung gewonnen wird.

Pütter (211) untersuchte bei mehreren Arten ciliater Infusorien, wie sich das Leben ohne freien Sauerstoff gestaltete, und fand dabei unter anderem folgendes:

Paramaecium caudatum lebte in sauerstofffreiem Wasser 5—6, ja gelegentlich 10 Tage lang. Am längsten blieben diejenigen Tiere am Leben, die aus jungen Kulturen stammten und große Mengen Glykogen enthielten.

Colpidium colpoda blieb ohne Sauerstoffzufuhr bis zu 16 Tagen am Leben.

Opalina ranarum konnte in einer wässerigen Lösung von Kochsalz und weinsaurem Kalium-Natrium ohne Sauerstoff bis zu 7 Tage leben. Das Tier enthielt weder Glykogen noch Fett, und also fand der Stoffwechsel aller Wahrscheinlichkeit nach auf Kosten von Eiweiß statt. Auch zeigte es sich, daß die *Opalina* nach Zugabe von trockenem Hühnereiweiß 20 Tage lang ihr anaërobes Leben fortsetzen konnte. Es ist zu bemerken, daß dieser Parasit normal im Froschdarme lebt und dort wahrscheinlich keinen freien Sauerstoff erhält.

Ohne Sauerstoff, aber mit Zugabe von Eiweiß lebt *Balantidium entozoon* bis zu 13 Tage lang.

In einer sauerstofffreien Nahrungsflüssigkeit, die Hühnereiweiß und anaërobe Bakterien enthielt, blieb *Nyctotherus cordiformis* bis zu 50 Tagen am Leben; am Schluß des Versuches waren die Tiere noch vollständig normal, woraus sich schließen läßt, daß sie unbegrenzt lange das anaërobe Leben führen könnten.

Es kann keine Rede davon sein, daß bei diesen Versuchen irgendwelche Aufspeicherung von freiem Sauerstoff vorhanden gewesen wäre, auf dessen Kosten die Tiere ihre Lebenstätigkeit hätten entwickeln können. Rechnen wir nämlich mit Pütter (211, p. 585) das Volumen eines *Paramaecium* zu etwa 0,0007 cmm und nehmen wir an, daß das halbe Volumen des Tieres aus Stoffen bestände, die ein ebenso hohes O-Bindungsvermögen hätten wie Hämoglobin — was ja in jeder Hinsicht enorm übertrieben ist — so konnte ein *Paramaecium* doch nur 0,000469 cmm = etwa 0,00000067 mg Sauerstoff aufnehmen. Nun produziert ein *Paramaecium* in 10 Tagen 0,00035 mg Kohlensäure. Nehmen wir an, daß der Stoffwechsel des Tieres bei der anaëroben Lebensweise auf die Hälfte herabgesetzt wäre, so würde die Energieproduktion jedenfalls 0,00017 mg Kohlensäure entsprochen haben und dabei 0,000124 mg Sauerstoff verbraucht worden sein, was aber das 185-fache der gesamten eventuell zur Verfügung stehenden Sauerstoffmenge betragen würde.

Es muß also der Stoffwechsel durch einen Spaltungsprozeß stattgefunden haben.

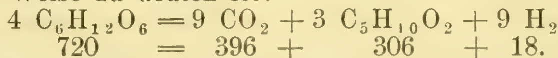
Dies wird auch durch die Tatsache bestätigt, daß das *Paramaecium* sein Reservematerial bei der anaëroben Lebensweise viel rascher als bei O-Zufuhr und Hunger verbrauchte, obgleich seine Bewegungen im ersten Falle keineswegs gesteigert, sondern vielmehr verlangsamt waren. Die ohne Sauerstoffaufnahme vor sich gehende Spaltung stellt

eine wenig ausgiebige Energiequelle dar, und deshalb wird das im Körper aufgespeicherte Material (bei *Paramaecium* Glykogen und Eiweiß) verhältnismäßig stark angegriffen werden müssen.

Auch bei den Eingeweidewürmern kommt die anaërobe Lebensweise in großem Umfange vor. Nachdem BUNGE (40, 41) nachgewiesen hatte, daß *Ascaris mystax* aus dem Katzendarm und *A. lumbricoides* aus dem Schweinsdarm 4—5 bezw. 5—7 Tage in einer Lösung von 1 Proz. Kochsalz und 0,1 Proz. Soda ohne jede Zufuhr von Sauerstoff leben konnten, wurden die hierbei stattfindenden Vorgänge an *Ascaris lumbricoides* aus dem Schweinsdarm von WEINLAND (295) näher untersucht. Dabei stellte es sich heraus, daß der hungernde Wurm in ausgekochtem Wasser 4—6 Tage, bei Zufuhr von Luft 3—5 Tage, bei Zufuhr von Wasserstoff 4—6 Tage und bei Zufuhr von Kohlensäure 7—9 Tage lebte. Eine CO_2-Atmosphäre war also die günstigste, was wohl damit zusammenhängt, daß die Kohlensäure unter den Darmgasen vorherrschend ist und daher auf den Wurm keine giftige Wirkung ausübt.

Wenn die *Ascaris* aus dem Darm genommen wird, enthält sie durchschnittlich etwa 5,4 Proz. Glykogen, 1,6 Proz. Zucker, 1,5 Proz. Fett und 1,8 Proz. Stickstoff. Beim Hunger verminderte sich die Fettmenge nicht merklich, dagegen wurde pro Tag und 100 g Körpersubstanz 0,07 g Stickstoff, 0,7 g Glykogen und 0,1 Zucker verbraucht.

Die hierbei gebildeten Zersetzungsprodukte sind Kohlensäure und Valeriansäure, und zwar betrug die Abgabe pro Tag und 100 g Körpergewicht etwa 0,4 g Kohlensäure und 0,3 g Valeriansäure, was nach WEINLAND (295, p. 76), wenn Glykogen als Dextrose berechnet wird, in folgender Weise zu deuten ist:



$$4\ C_6H_{12}O_6 = 9\ CO_2 + 3\ C_5H_{10}O_2 + 9\ H_2$$
$$720 = 396 + 306 + 18.$$

Es gelang indessen WEINLAND nicht, den nach der Formel geforderten Wasserstoff nachzuweisen, was aber noch nicht beweist, das kein Wasserstoff entstanden sei, denn es läßt sich ja denken, daß der Wasserstoff in statu nascendi auf eine unbekannte Substanz im Tiere eingewirkt habe.

Die Ausnützung der Energie ist hier sehr ungünstig gewesen. 720 g Traubenzucker entwickeln, à 3,753 Kal., eine Wärmemenge von 2702 Kal., 306 g Valeriansäure, à 6,608 Kal., 2022 Kal. Also werden von der in den Kohlehydraten enthaltenen Energie nur 680 Kal., d. h. 25 Proz., vom Tiere verwertet. Hier ist zu bemerken, daß das Tier im Darme in stetem Ueberfluß lebt, daß die umgebende Temperatur höher als 37° C ist und daß es also in der Lage ist, ohne jede Rücksicht verschwenden zu können.

Am Regenwurm, *Lumbricus hercul.*, beobachtete LESSER (151, p. 293), daß dieser während der Erholung nach einigen Stunden anaërober Lebensweise wesentlich mehr Sauerstoff aufnahm, als vor der Erstickung, was gewissermaßen darauf hindeutete, daß nun erst gewisse Spaltungsprodukte der schließlichen Oxydation anheimfielen (z. B. stündliche Sauerstoffaufnahme: vor der Erstickung 10 mg, nach dem etwa 4 Stunden dauernden Aufenthalt in Wasserstoff 10,0, 17,0, 17,0, 8,5).

Die nähere Untersuchung der hierbei stattfindenden Vorgänge (152, 153) ergab, daß während der anaëroben Lebensweise des Regenwurmes die Zersetzung des Glykogens in hohem Grade zunahm; unter

den dabei gebildeten Produkten wurden Kohlensäure und eine flüchtige Fettsäure, wahrscheinlich Valeriansäure, nachgewiesen. In den ersten 8 Hungertagen wurde während 6-stündiger anaërober Lebensweise auf 3 Moleküle Kohlensäure 1 Molekül Fettsäure gebildet. Die entstandene Kohlensäure und Fettsäure entsprachen nur etwa der Hälfte der zersetzten Menge von Glykogen (Lesser).

Der Blutegel, *Hirudo medicinalis*, vermag nach Pütter (212, 213) 4—10 Tage lang in reinem Stickstoff zu leben; dabei lebt er bei niederer Temperatur nur auf Eiweiß, bei höherer wird der Anteil der stickstofffreien Nahrungsstoffe immer größer. Daß hier keine Aufspeicherung von Sauerstoff mitbeteiligt gewesen ist, zeigt Pütter (213, p. 47) durch die gleiche Rechnung wie früher bei den Infusorien.

Die Kohlensäureabgabe ist im Anfang der Erstickung wesentlich größer als vorher, sie sinkt aber schnell herab und wird bald kleiner als vor der Erstickung.

Am fein zerriebenen Brei von Puppen der Fliege *(Calliphora)* beobachtete Weinland (296) einen Gärungsvorgang, bei welchem 2 Vol. CO_2 und 1 Vol. H_2 erschienen. Diese Gasbildung findet in erster Linie aus Fettsäuren, in zweiter Linie vielleicht aus anderen Karbonsäuren statt; Kohlehydrate haben hierbei keinen Anteil. Bei Gegenwart von Sauerstoff erschien Wasserstoff in ganz geringer Menge oder gar nicht.

Die Möglichkeit einer anaëroben Lebensweise bei den Organen von Wirbeltieren folgt schon aus Hermanns (106, p. 43) Beobachtungen über das Verhalten des ausgeschnittenen, entbluteten Froschmuskels in sauerstofffreien Medien. Noch deutlicher wird dies durch Pflügers Versuche an ganzen Fröschen in sauerstofffreier Atmosphäre bewiesen (204, p. 313). Die Tiere hatten zu ihrer Verfügung höchstens 1,5 ccm Sauerstoff, während ihr normaler Bedarf an Sauerstoff pro Stunde wenigstens 3,5 ccm betrug. Im Laufe von $5^1/_4$ Stunden gaben die Tiere 10,3 ccm Kohlensäure ab. Während der folgenden 12 Stunden wurden noch 3,24 ccm Kohlensäure ausgehaucht.

Daß diese Kohlensäurebildung durch eine Spaltung von prinzipiell derselben Art wie die bei den Wirbellosen nachgewiesene stattgefunden hat, ist von vornherein sehr wahrscheinlich und wird durch folgenden Versuch von Lesser (151) direkt bestätigt.

Mittels eines Eiskalorimeters bestimmte er die Wärmeabgabe und die Kohlensäureproduktion des Frosches entweder bei Luftzutritt oder in reinem Stickstoff. Im ersten Falle betrug der Umsatz pro 100 g Tier und Stunde 5,4—1 kleine Kalorien (kal.) bezw. 0,47—0,27 mg Kohlensäure; bei den gleichen Tieren in einer Stickstoffatmosphäre war er 1,85—0,42 kal. bezw. 1,06—0,26 mg Kohlensäure. Pro 1 mg Kohlensäure betrug die Wärmeabgabe bei Sauerstoffzutritt 4,5 (5,0 bis 3,6) kal., in Stickstoff 1,6 (1,94—1,25) kal. Ohne Eingreifen des Luftsauerstoffes werden also pro 1 mg CO_2 nur 35 Proz. der bei Gegenwart von Sauerstoff entwickelten Wärme frei, d. h. die Ausnützung der Energie der CO_2-abspaltenden Substanz ist bei der anaëroben Lebensweise wesentlich ungünstiger als unter normalen Verhältnissen.

Der oben angegebene kalorische Wert der Kohlensäure bei Sauerstoffzutritt, 4,5 kal. = 16,5 kal. pro 1 mg Kohlenstoff, muss als sehr hoch erachtet werden, da der kalorische Wert für 1 mg Kohlenstoff aus Fett nur 12,3 beträgt. Die Bestimmungen dürften daher nicht ganz genau sein.

Daß bei der anaëroben Lebensweise der Wirbeltiere keine Rede von einer Sauerstoffaufspeicherung sein kann, geht, wie es scheint, so deutlich wie möglich aus den Versuchen von FALLOISE (73) und DURIG (67) hervor.

Wenn Sauerstoff im Körper aufgespeichert werden würde, so würde dies natürlich in einem um so höheren Grade stattfinden, je höher dessen Partialdruck in den Lungenalveolen ist, und daher müßte bei einem Tier, das eine sauerstoffreichere Luft geatmet hat, bei Wasserstoffatmung die Erstickungserscheinungen später eintreffen, als bei einem Tiere, dem vor dem Aufheben der Atmung nur gewöhnliche oder sauerstoffarme Luft zur Verfügung gestanden hat. Nun findet aber FALLOISE, daß, selbst wenn das Tier (Kaninchen, 2400 g) 80 Proz. Sauerstoff geatmet hatte, die Erstickung nur um 45 Sekunden später erschien, als wenn ein sauerstoffarmes Gemisch vorhergegangen war. Bereits eine Minute der Atmung des sauerstoffreichen Gemisches genügt, um diese Wirkung hervorzurufen, während auch durch längere Einwirkung dieses Gemisches der begünstigende Einfluß nicht erhöht wurde. Atmet dagegen das Tier auch nach noch so langem Verweilen in 80-proz. Sauerstoffgemisch 1—2 Minuten frei in die Luft, so ist damit bereits jede Steigerung der Widerstandsfähigkeit gegen die Erstickung verschwunden.

Die Ursache der Erscheinung ist daher nach FALLOISE die, daß die Tiere mit den ersten Atemzügen 10—30 ccm mehr Sauerstoff aufnehmen, wenn sie nach vorhergehender Atmung aus atmosphärischer Luft ein sauerstoffreiches Gemisch atmen. Diese Mehraufnahme sei nötig, um die Flüssigkeiten des Körpers in Spannungsausgleich mit der sauerstoffreicheren Luft zu bringen. Dieses Gleichgewicht wird rasch hergestellt, aber ebenso rasch wieder aufgegeben.

Demgegenüber bemerkt DURIG (67, p. 360), daß nicht das von FALLOISE hervorgehobene Moment in Betracht kommt, sondern hauptsächlich diejenigen Sauerstoffmengen, welche durch die geänderte Zusammensetzung der Residualluft in der exspirierten Luft weniger erscheinen, sowie jener Anteil, der durch Mehrabsorption von dem Blutplasma absorbiert wird. Würde man eine Absorption in die Gewebsflüssigkeit annehmen, so wären 20—30 ccm abzüglich der Mengen für die Residualluft zu wenig, um diese zu sättigen.

DURIG weist seinerseits durch Bestimmung des respiratorischen Gaswechsels bei der Atmung einer an Sauerstoff verschieden reichen Luft nach, daß sowohl beim Hunde als beim Menschen weder der Sauerstoffverbrauch, noch der respiratorische Quotient während der Atmung eines sauerstoffarmen Gemisches eine Aenderung erfahren, welche nach Ablauf der ersten 6 Minuten nach Atmung des Gemisches noch vorhanden ist. Ebensowenig findet bei Atmung atmosphärischer Luft nach der eines sauerstoffarmen Gemisches ein Mehrverbrauch statt, der 5 Minuten nach dem Regimewechsel noch zu erkennen ist. Findet eine Aufspeicherung von Sauerstoff oder ein Verbrauch aufgespeicherten Sauerstoffes statt, so muß dies bereits innerhalb der ersten 5—7 Minuten beendet sein. Auch Versuche, wo die einzuatmende Luft bis auf 30, ja 94 Proz. Sauerstoff enthielt, ergaben, von den ersten Minuten abgesehen, stets einen der Norm entsprechenden Sauerstoffverbrauch und respiratorischen Quotienten.

Während der ersten Minuten nach Einatmung eines bestimmten Gemisches gestaltet sich die Sache wesentlich anders: hier wird tat-

sächlich bei höherem Sauerstoffgehalt der eingeatmeten Luft eine größere Menge Sauerstoff in den Körper aufgenommen. Diese Mehraufnahme ist indessen nur so groß, wie es die entsprechende Sauerstoffanreicherung der Lungenluft und des Blutplasmas erfordert, woraus folgt, daß auch nicht im Beginn der Atmung sauerstoffreicherer Luft eine wirkliche Aufspeicherung von Sauerstoff im Körper stattfindet. Nicht einmal an eine Steigerung im Sauerstoffgehalte der Gewebsflüssigkeit läßt sich denken, denn für diese fehlte das Verschwinden entsprechender Sauerstoffmengen.

Wenn wir von gewissen Protozoen und Eingeweidewürmern absehen, ist die anaërobe Lebensweise für die Tiere nur für eine verhältnismäßig sehr kurze Zeit möglich, und die höheren Tiere, vor allem die homoiothermen, gehen dabei sehr bald zugrunde. Hier ist die unter Aufnahme von Sauerstoff stattfindende Zersetzung, bei welcher nur die Eiweißstoffe nicht in die letzten Endprodukte verbrannt werden, das Dominierende, und hier gilt seit Lavoisier (1777, 147—150) in vollem Umfange der Satz, daß die Quelle der tierischen Wärme einen Oxydationsprozeß darstellt.

Pütter (211, p. 612) faßt die Anaërobiose als den allgemeinen Fall auf und bezeichnet die Verwendung des molekularen Sauerstoffes im Stoffwechsel als eine Spezialisierung, die allerdings ungemein weit verbreitet und praktisch von der größten Bedeutung ist, die aber theoretisch doch nicht derart überschätzt werden darf, daß man sie für den allgemeinen Fall hält.

Seit der Zeit, wo das Prinzip von der Erhaltung der Energie die Grundlage des wissenschaftlichen Denkens in der Physiologie gewesen ist, hat man unbedingt angenommen, daß die im Körper zerfallenden organischen Substanzen bei ihrer in der einen oder anderen Weise erfolgenden Spaltung die gleiche Wärmemenge entwickeln wie bei dem entsprechenden Vorgange außerhalb des Körpers.

Die experimentellen Beweise für die Richtigkeit dieser Anschauung wurden von Rubner wie von Atwater und den Mitarbeitern des letzteren erbracht.

Rubner wies bei Hunden nach, erstens (226), daß sich die organischen Nahrungsstoffe in Gewichtsmengen vertreten, welche gleichen Energiemengen entsprechen, und zweitens (228), daß die auf Grund des tatsächlich gefundenen Stoffwechsels berechnete Wärmebildung mit der gleichzeitig direkt bestimmten Wärmeabgabe genau übereinstimmte.

In entsprechenden Versuchen zeigten Atwater, Benedict und Milner (4—11, 22—24), daß letzteres auch beim Menschen zutrifft.

Da diese Versuche teils im Handbuch der Physiologie von Nagel (278), teils im Handbuch der Biochemie von Oppenheimer (280) ausführlich wiedergegeben sind, gestatte ich mir auf diese Zusammenstellungen wie auf den Essay von Atwater in den Ergebnissen der Physiologie (11) hinzuweisen.

Wo die im Körper stattfindende Verbrennung der stickstofffreien Nahrungsstoffe, wie dies bei der aëroben Lebensweise der Fall ist, bis zu den letzten Endprodukten, Kohlensäure und Wasser, getrieben wird, ist also die physiologische Verbrennungswärme der betreffenden Substanzen gleich der kalorimetrisch bestimmten. Bei den stickstoff-

haltigen Nahrungsstoffen, dem Eiweiß und den ihm nahestehenden Substanzen, bleibt vom Molekül ein Teil zurück, der nicht vollständig oxydiert vom Körper abgegeben wird. Hier ist also die physiologische Verbrennungswärme gleich der kalorimetrisch bestimmten mit Abzug der Verbrennungswärme des unvollständig oxydierten Rückstandes.

Auch bezüglich der Art und Weise, wie man bei diesen Versuchen vorgegangen ist, muß ich auf die oben erwähnten Handbücher verweisen, und begnüge mich damit, die aus den betreffenden Untersuchungen hergeleiteten Zahlenwerte hier mitzuteilen.

Substanz	Kal. pro 1 g aschefreie Substanz	
	kalorimetrisch bestimmt	physiologische Verbrennungswärme
Monosaccharide	3,743	3,743
Disaccharide	3,953	3,953
Polysaccharide	4,196	4,196
Dextrin	4,119	4,119
Tierisches Fett	9,500	9,500
Vegetabilisches Oel	9,520	9,520
Butter	9,231	9,231
Muskeleiweiß	5,750	4,561
Sonst. animal. Eiweiß	5,787	4,514
Vegetabilisches Eiweiß	5,660	4,415
Leim	5,269	3,934

Bei der Berechnung einer aus animalischen und vegetabilischen Nahrungsstoffen zusammengesetzten gemischten Kost (beim Menschen) benutzt man im allgemeinen für 1 g Eiweiß 4,1, für 1 g Fett 9,3 und für 1 g Kohlehydrate 4,1 Kal. (betreffend die Begründung dieser Zahlen vgl. 280, p. 16).

Besonders bei Versuchen von kurzer Dauer kommt man nicht selten in die Lage, den stattgefundenen Energieumsatz aus dem respiratorischen Gaswechsel herzuleiten. Hierbei ist zu bemerken, daß der kalorische Wert der abgegebenen Kohlensäure sehr verschieden ist, je nachdem sie aus Eiweiß, Fett und Kohlehydraten entstammt, und zwar beträgt dieser pro 1 g CO_2 2,84 bezw. 3,37 und 2,57 Kal. Geringer sind die Differenzen der aus dem Sauerstoffverbrauch hergeleiteten Zahlen, indem nämlich auf 1 g Sauerstoff bei der Oxydation von Eiweiß etwa 3,30, von Fett 3,28 und von Kohlehydraten 3,53 Kal. entfallen (vgl. 280, p. 29).

II. Die Topographie der Wärmebildung.

Unsere Kenntnisse über den Anteil der einzelnen Organe bei der Wärmebildung stützen sich zurzeit nur auf Erfahrungen an Wirbeltieren, und auch diese sind in vielerlei Hinsicht noch sehr mangelhaft.

1. Die Muskeln[1]). Mittels eines Luftthermometers fand Bunzen (42, 1803), daß die Temperatur der Muskelmassen einer

1) In bezug auf die Wärmebildung in den Muskeln verweise ich ganz besonders auf den Essay von O. Frank (88), auf welchen sich die vorliegende Darstellung wesentlich stützt.

soeben getöteten Kuh oder eines Lammes bei Reizung zunahm. Mehr als 40 Jahre später wies Helmholtz (104, 1848) die Wärmeentwicklung beim tetanisierten, isolierten Froschmuskel nach.

Wie die Versuche von Helmholtz sind auch alle folgenden Untersuchungen über die Wärmebildung beim isolierten Kaltblütermuskel unter Anwendung der immer mehr vervollkommneten thermoelektrischen Methode ausgeführt. Da eine Darstellung der einschlägigen Methodik außerhalb der Aufgabe dieses Handbuches liegt, verweise ich hinsichtlich derselben auf die Arbeiten von Heidenhain (102), Fick (85), Blix (33) und Bürker (34—38), sowie vor allem auf die monographische Darstellung des letzteren (39), wo auch die hierhergehörige Literatur eingehend berücksichtigt worden ist.

Bei den Organen des Körpers findet, so lange das Leben noch dauert und nicht latent geworden ist, immer ein gewisser Stoffwechsel und also eine gewisse Wärmebildung statt, und auf Grund dessen läßt es sich von vornherein annehmen, daß auch der ruhende Muskel Sitz einer Wärmebildung ist.

In der Tat liegen mehrere Angaben vor, die das Vorhandensein einer mehr oder weniger umfangreichen Kohlensäurebildung beim ruhenden Muskel dartun.

So beobachtete Sczelkow (251, p. 130) unter Ludwigs Leitung in den ruhenden Muskeln eine lebhafte Kohlensäurebildung, so daß das aus ihnen strömende Blut im Mittel 6,71 Proz. Kohlensäure mehr und 9,02 Proz. Sauerstoff weniger enthielt als das arterielle. Die Extreme von 5 Versuchen waren für die Kohlensäure 4,18 bis 9,17 und für den Sauerstoff 7,66 bis 12,31 Proz.

Bei diesen Versuchen fand sich der Muskel, wie es scheint, in unversehrtem Zusammenhang mit den nervösen Zentralorganen, und es läßt sich daher denken, daß die in ihm nachgewiesene Verbrennung unter dem Einfluß des zentralen Nervensystems, jedoch ohne sichtbare Zusammenziehung, zustande gekommen wäre. Es zeigten aber neue Versuche von Ludwig und A. Schmidt, daß auch der aus dem Körper ausgeschnittene, künstlich blutdurchströmte, ruhende Hundemuskel Sauerstoff verbraucht und Kohlensäure produziert; so betrug in 4 Versuchen der Sauerstoffverbrauch 0,071, 0,050, 0,183 und 0,190, die entsprechende Kohlensäureabgabe 0,036, 0,067, 0,129, 0,260 ccm pro Minute (161, p. 66).

Auch wenn der ausgeschnittene Hundemuskel mit Blutserum gespeist wird und also eine wesentlich anaërobe Lebensweise führt, gibt er noch Kohlensäure ab (Minot, 184).

Der Gaswechsel des ruhenden, vom Körper isolierten Hundemuskels ist in gewissem Grade von der Temperatur abhängig, wie aus folgender Versuchsreihe von Rubner ersichtlich ist (229, p. 58).

Temperaturmittel	Kohlensäureabgabe pro kg und Stunde ccm	Sauerstoffverbrauch pro kg und Stunde ccm
7,9	48,1	15,0
12,2	50,5	15,0
26,2	37,9	19,7
33,8	49,8	39,4
38,8	59,2	61,6

Die Variationen waren indessen bei den einzelnen Versuchen ziemlich groß; bei 7,9° C schwankte z. B. die Kohlensäureabgabe pro Minute und kg in 4 Versuchen

zwischen 0,36 und 0,80 ccm, und der Sauerstoffverbrauch zwischen 0,08 und 0,25 ccm; bei 33,8° C waren die Variationen für die Kohlensäure noch beträchtlicher, nämlich Minimum 0,15 und Maximum 1,11; für den Sauerstoff betrug das Minimum 0,24 und das Maximum 0,81 ccm.

Bei der niedrigen Temperatur von durchschnittlich 8,4 betrug der respiratorische Quotient im Mittel 3,28 (Maximum 4,56, Minimum 2,43) — was zeigt, daß hier zum großen Teil ein ohne Sauerstoff stattfindender Spaltungsprozeß vorlag.

In v. Freys Versuchen am ausgeschnittenen Hundemuskel (90, 91) fand die künstliche Zirkulation unter Anwendung sehr vervollkommneter Apparate statt. Die uns in diesem Zusammenhang interessierenden Resultate sind in folgender Tabelle eingetragen:

Temperatur	Sauerstoffverbrauch pro kg und 30 Min.	Kohlensäureabgabe pro kg und 30 Min.
	ccm	ccm
18—24	18—32	25—43
33—38	19—49	43—72
36—38	21—71	—

Die kleineren Zahlen beziehen sich in der Regel auf die letzten Abschnitte der einzelnen Versuche und hängen ohne Zweifel mit dem Absterben des Präparates innig zusammen.

In besonders deutlicher Weise geht die Wärmebildung beim ruhenden Muskel aus den Versuchen von Frank und F. Voit (89) über die Kohlensäureabgabe bei kurarisierten Hunden im Vergleich mit der beim normalen Tiere hervor. Um den Einfluß der Abkühlung auf den Stoffwechsel auszuschließen, wurden die Tiere nach der Vergiftung in einem Wärmekasten gehalten, so daß ihre Körpertemperatur normal blieb.

No.	Temperatur der umgebenden Luft	Kohlensäureabgabe pro Stunde normal	Kurare
XI	20,2	13,0	14,4
VII	19,8	12,3	12,1
III	18,3	12,7	13,1
XVI	18,5	13,0	13,7
V	18,3	10,5	10,5
Mittel	19,0	12,3	12,8

Die Kohlensäureabgabe bei dem vor Abkühlung geschützten kuraresierten Tiere ist also von derselben Größe wie die des ruhenden Tieres bei gewöhnlicher Zimmertemperatur.

Ueber die Kohlensäureabgabe beim Froschmuskel liegen sehr eingehende Untersuchungen von Fletcher (87) vor. Aus diesen folgt unter anderem, daß die abgegebene Kohlensäure allerdings zum Teil schon beim Ausschneiden des Muskels fertiggebildet vorhanden war und nur allmählich herausdiffundierte; zum Teil ist aber die vom ausgeschnittenen Muskel abgegebene Kohlensäure das Produkt einer unter Sauerstoffaufnahme erfolgenden Oxydation; der größte Teil der betreffenden Kohlensäure rührt indessen aus Zersetzungen her, die ohne Beteiligung des Sauerstoffes erfolgen.

Daß die bedeutende Sauerstoffaufnahme des ausgeschnittenen Froschmuskels nicht, wie es Hermann (106) sich vorstellte, auf einer beginnenden Zersetzung der Oberfläche und namentlich etwa freiliegender Querschnitte des Muskels beruht, folgt aus Thunbergs (275) Versuchen, bei welchen der Gaswechsel der unversehrten Beinmusku-

latur an der einen Körperhälfte mit dem der zerstampften Muskulatur der anderen Hälfte verglichen wurde. Wenn die Auffassung HERMANNS richtig gewesen wäre, so sollte letztere eine größere Sauerstoffzehrung darbieten. Es fand indessen das Umgekehrte statt: beim zerstampften Muskel betrug die Sauerstoffaufnahme pro 1 g 9,5 und die Kohlensäureabgabe 7,5 cmm, während die entsprechenden Zahlen für die unverletzte Muskulatur 27,5 bezw. 27,2 waren. Endlich zeigt THUNBERG noch, daß auch der durch Rohrzucker, Fluornatrium, Karbolsäure oder Chlorkalium unerregbare Froschmuskel einen nicht unerheblichen Gaswechsel aufweist (vgl. die folgende Tabelle).

No.	Vergiftet		Normal		Anmerkungen
	O-Verbrauch	CO_2-Abgabe	O-Verbrauch	CO_2-Abgabe	
1	20,4	21,5	25,1	26,6	Rohrzucker
2	18,5	19,9	27,0	29,4	Fluornatrium
3	23,4	25,0	30,5	30,1	Chlorkalium
4	22,1	29,5	—	—	Karbolsäure

Thermometrisch wurde die Wärmebildung des ruhenden Säugetiermuskels von MEADE-SMITH in LUDWIGS Laboratorium nachgewiesen (176). An großen Hunden, denen der N. cruralis abgebunden war, wurde mittels des Hg-Thermometers die Temperatur des Blutes im Aortabogen und der Muskeln im Spatium zwischen M. vastus externus und vastus profundus gleichzeitig bestimmt. Sowohl bei freier Zirkulation als auch während eines temporären Verschlusses der Aorta war die Temperatur der ruhenden Muskeln höher als die des Aortablutes, wie z. B. in folgenden Versuchen:

No.	Vor der Absperrung der Aorta		Während der Absperrung	
	Blut	Muskel	Blut	Muskel
1	37,97	38,38	37,70	38,38
2	38,13	38,41	37,85	38,48

Wie sich die Temperaturverhältnisse während der Absperrung verändern, ist aus folgenden Versuchen ersichtlich.

No.		Dauer des Absperrens Minuten	Temperatur des Muskels am Beginn des Absperrens	Temperatur des Muskels am Ende des Absperrens	Differenz +	Temperatur des Blutes am Beginn des Absperrens	Temperatur des Blutes am Ende des Absperrens	Differenz —
I.	1	5	34,63	34,64	0,01	34,59	34,50	0,09
	2	5	34,53	34,59	0,06	34,56	34,26	0,30
	3	5	34,50	34,50	0,00	34,32	33,88	0,44
	4	5	34,31	34,34	0,03	34,18	33,79	0,39
II.	1	5	39,07	39,11	0,04	39,18	39,09	0,09
	2	2	39,91	39,94	0,03	39,60	39,37	0,23
III.	1	5	38,21	38,27	0,06	38,06	37,95	0,11
	2	5	38,18	38,27	0,09	38,10	37,80	0,30
IV.	1	6	36,14	36,17	0,03	36,15	35,76	0,39
	2	5	36,19	36,21	0,02	36,10	35,80	0,30
V.	1	5	39,88	39,96	0,08	39,90	39,78	0,12
	2	5	39,81	39,91	0,10	39,90	39,85	0,05
	3	5	40,06	40,08	0,02	40,02	39,93	0,09
VI.	1	15	39,60	39,64	0,04	39,40	39,13	0,27
	2	9	39,80	39,87	0,07	39,20	39,20	0,00
	3	4	39,58	39,62	0,04	39,27	39,05	0,22

Während der Absperrung nimmt die Temperatur des Muskels etwas zu; die Zunahme ist aber nicht groß und beträgt durchschnittlich nur etwa 0,05° C. Sie gewinnt indessen dadurch an Bedeutung, daß gleichzeitig die Temperatur des arteriellen Blutes in einem ziemlich hohen Grade, durchschnittlich um 0,21° C, abnimmt; daß das Blut vor der Absperrung nur in 5 Fällen unter 16 wärmer war als der Muskel, sowie daß die Bluttemperatur am Ende der Absperrung ohne Ausnahme niedriger war als die Temperatur des Muskels.

Auch am isolierten, ruhenden Froschmuskel ist von BLIX (33, p. 98) eine Wärmebildung nachgewiesen worden; am leichtesten gelingt dies bei höher temperierten Tieren (Zimmertemperatur).

Ob beim ruhenden Muskel durch Dehnung eine nachweisbare Wärmetönung hervorgerufen werden kann, ist von zahlreichen Autoren untersucht und neuerdings von FRANK kritisch erörtert worden.

Hierbei geht er (88, p. 395) von folgender Formel von W. THOMSON aus:

$$\vartheta = -\alpha \cdot P \cdot T/Awc,$$

wobei ϑ die Temperaturerhöhung, die bei der raschen elastischen Veränderung auftritt; α den thermischen Ausdehnungskoeffizienten; P den Zug, der an dem elastischen Strang ausgeübt wird; T die absolute Temperatur; A das mechanische Wärmeäquivalent; w die Maße der Längeneinheit und c die spezifische Wärme des elastischen Stranges bezeichnet. Da bei einem und demselben Körper in einem gegebenen Falle T, A, w und c als konstant ($K = T/Awc$) erachtet werden können, läßt sich die Formel einfach in folgender Weise schreiben:

$$\vartheta = -\alpha \cdot P \cdot K.$$

Die Temperaturänderung bei Dehnung eines elastischen Körpers ist also um so größer, je größer der thermische Ausdehnungskoeffizient und die Spannung sind. Wenn sich der Körper bei Erwärmung verlängert (α positiv), sinkt dessen Temperatur bei Dehnung, und umgekehrt.

Da beim Muskel die elastische Nachdehnung eine nicht zu vernachlässigende Rolle spielt, wird zu der aus der THOMSONschen Formel folgenden Wärmetönung noch ein Beitrag kommen, der durch die bei der Nachdehnung verlorene Arbeit bestimmt ist.

Ueber die Längenveränderungen des Muskels bei Erwärmung ergaben die Arbeiten von SCHMULEWITSCH (247—249) und SAMKOWY (237), daß sowohl beim Froschmuskel (in den Temperaturbereichen 0—28°, bezw. 35°) als beim Kaninchenmuskel (zwischen 19 und 37° C) die Erwärmung eine Verkürzung und die Abkühlung eine Verlängerung bewirkt, indessen nur, wenn der betreffende Muskel noch erregbar ist.

Demgegenüber fanden DYBKOWSKY und FICK (84), daß die gesamte Muskulatur des Oberschenkels eines Frosches bei langsamer Erwärmung von 4 bis auf 48°, d. h. bis zum Eintritt der Wärmestarre, keine Zusammenziehung aufwies. Neue Versuche von GOTSCHLICH (96, 97) zeigten indessen, daß sich die Froschmuskeln, unabhängig von der Wärmestarre, bei Erwärmung auf 30—32° C sehr schwach verkürzen, und bei der Abkühlung wieder verlängern. Diese Erscheinung tritt auch nach Erlöschen der Erregbarkeit auf; die entgegengesetzten Angaben von SCHMULEWITSCH und SAMKOWY sind vielleicht auf den Einfluß der Wärmestarre zu beziehen.

Nach Eintritt der Wärmestarre bei der Erwärmung des Muskels auf 40—50° C vermag die weitere Erwärmung zunächst den Verkürzungsgrad nicht zu erhöhen, sondern bewirkt sogar eine deutliche Verlängerung. Erst Erwärmung über 60°, meist sogar über 70° C bewirkt eine nochmalige deutliche Verkürzung, die bei Abkühlung nur teilweise zurückgeht. Diese Längenveränderungen erfolgen dann schon bei Temperaturen, die weit unter 70° C liegen und die vorher gänzlich wirkungslos waren (Gotschlich, 97; Engelmann, 70).

Neue Versuche von Sommer (270) zeigen ihrerseits, daß der thermische Ausdehnungskoeffizient des Muskels im allgemeinen sehr klein ist, sowie daß sein Vorzeichen recht verschieden sein kann. In den frühen Versuchsstunden trat vorwiegend das negative Vorzeichen auf, in den späteren dagegen das positive. Man könnte daher auch aus diesen Versuchen schließen, daß bei dem frischen lebenden Muskel der thermische Ausdehnungskoeffizient negativ sei; nach der Thomsonschen Formel wäre daher zu erwarten, daß der Muskel ebenso wie der Kautschuk bei seiner Dehnung eine Erwärmung erleidet.

Die direkten Untersuchungen über diesen Gegenstand haben untereinander ziemlich abweichende Resultate ergeben.

Bei seinen ersten Versuchen beobachtete Heidenhain (101), daß die Dehnung des ruhenden Muskels dessen Temperatur erhöht, und zwar um so mehr, je größer das angewandte Gewicht ist. In der Fortsetzung seiner thermo-dynamischen Untersuchungen konnte er indessen bei der Dehnung keine konstante thermische Wirkung nachweisen (102, p. 54, Fußnote). Zu dem gleichen Resultat kam auch Steiner (272, p. 204), was um so befremdender ist, da er die Dehnung nicht reversibel vornahm und daher unter allen Umständen eine Erwärmung des Muskels hätte beobachten sollen.

Dagegen gab Schmulewitsch (247, 249) wieder an, daß sich der Muskel bei Dehnung erwärmte, und ihm traten später u. a. Blix (32, p. 212) und Metzner (181, p. 132) bei. Alle beide bemerkten, daß sich der Temperaturwechsel allmählich während eines verhältnismäßig langen Zeitraumes entwickelte.

In seinen letzten thermo-dynamischen Untersuchungen kommt Blix auf diese Frage wieder zurück und gelangt jetzt (33, p. 98), auf zahlreiche Versuche gestützt, zu dem Schluß, daß die Dehnung des Muskels wahrscheinlich nicht mit irgendwelcher nachweisbaren Erwärmung verbunden ist. Und jedenfalls sind die Wärmemengen, welche bei der Dehnung im Muskel frei werden, weit geringer als diejenigen, welche bei der Arbeit des Muskels erscheinen.

Indessen können wiederholte momentane Dehnungen des Muskels kleine Wärmemengen frei machen. Die Ursache dieser Wärmeentwicklung ist dunkel: vielleicht handelt es sich hier um die Reibung der Muskelelemente gegen die Thermosäule, vielleicht spielt hier ein anderes Moment hinein, welches dann mit der noch problematischen Wärmeentwicklung bei der Muskeldehnung zu verknüpfen wäre.

In bezug auf die Wärmebildung im Muskel bei einer einzelnen Zuckung wird von allen Autoren, die sich seit Heidenhain mit dieser Frage beschäftigt haben, fast einstimmig angegeben, daß die Reizschwelle für Wärmebildung mit der für die Verkürzung zusammenfällt (vgl. z. B. Metzner, 181, p. 139, und Bürker, 38, p. 90), daß also, wie Blix den Satz ausdrückt (33, p. 108), der

schwächste Reiz, der eine Muskelkontraktion bewirkt, auch der schwächste ist, der einen Wärmeausschlag gibt. Daß dieses zunächst aus Versuchen an Froschmuskeln hervorgegangene Resultat auch für die Muskeln der Säugetiere gültig ist, folgt aus LUKJANOWS Erfahrungen am Hundemuskel (163, p. 142).

Bei unveränderter Belastung und zunehmender Reizstärke nimmt die Verkürzung immer langsamer zu, um sich etwa asymptotisch einem Maximum zu nähern. Betreffend die gleichzeitigen Veränderungen der Wärmeentwicklung gab NAWALICHIN (188) an, daß der Muskel (Gastrocnemius des Frosches), solange die Hubhöhen mit zunehmender Reizstärke zunahmen, auch Sitz einer vermehrten Wärmebildung war. Das Maximum der Wärmebildung fiel mit dem Maximum der Verkürzung zusammen, und wo übermaximale Zuckungen erschienen, ging dabei auch die Wärmeentwicklung in die Höhe.

Indessen ging das Wachsen der Wärmeproduktion dem Wachsen der Verkürzung nicht proportional, sondern erfolgte in viel schnellerem Verhältnis, und zwar wurde für die Einheit der Hubhöhe um so mehr Wärme gebildet, je höher die absolute Größe der Zuckung war. Das heißt: bei zunehmender Reizstärke nimmt der Stoffumsatz erheblich schneller als die mechanische Arbeit zu.

Als Beispiel möge folgender Versuch dienen: Reizung des N. ischiadicus mittels Schließung eines konstanten Stromes; Belastung des Muskels, 30 g.

No.	Widerstand in der Nebenschließung	Galvanometerausschlag W	Hubhöhe mm H	$\frac{W}{H}$
1	400	3	3,2	0,93
2	500	4	4,2	0,95
3	600	4	4,2	0,95
4	800	7	5,4	1,29
5	1500	10,5	5,7	1,84
6	2000	13,5	6,0	2,25
7	2500	15	6,2	2,42

Bei den Versuchen von METZNER (181, p. 124) traf allerdings die Regel von NAWALICHIN in gewissen Fällen zu, am öftesten nahm aber das Verhältnis Wärme : Verkürzung durchweg ab, oder nahm erst ab, dann wieder zu, oder umgekehrt erst zu, dann ab.

Wenn man aber von der in gewöhnlicher Weise berechneten Arbeit, Belastung × Hubhöhe, diejenige Arbeit abzieht, welche erforderlich ist, um den erschlafften Muskel wieder auf seine vor Beginn der Zuckung besessene Länge und Spannung zu bringen, und also feststellt, welcher Teil von den chemischen Spannkräften des Muskels in nutzbare Arbeit umgesetzt wird, zeigt es sich ganz ausnahmslos, daß mit zunehmender Stärke des Reizes das Verhältnis Wärme : Verkürzung immer kleiner wird — also gerade das Entgegengesetzte von dem Befund von NAWALICHIN (181, p. 128).

Bei den Versuchen von STÖRRING (273) wurden in jedem einzelnen Versuche nur zwei Reizstärken benutzt. Der Autor selbst zieht aus denselben die Schlußfolgerung, daß bei isotonischem Regime die Wärmewerte beim Uebergange von schwachen und mittleren zu starken Reizen schneller als die entsprechenden Zuckungshöhen, im Bereiche der starken Reize aber proportional der Zuckungshöhe ansteigen.

Im großen und ganzen scheint indessen aus diesen Versuchen eine direkte Proportionalität zwischen Verkürzung und Wärmebildung hervorzugehen.

Blix (33, p. 109) ist mit denjenigen Autoren einig, die finden, daß die Wärmeentwicklung bei zunehmender Reizstärke wächst, anfangs schneller, dann immer langsamer, ganz wie die Zuckungshöhen. Dagegen kann er denjenigen nicht recht beipflichten, die sich vorstellen, daß die Wärmeentwicklung schneller als der mechanische Effekt wachsen soll.

Bei isometrischem Regime steigen bei Zunahme der Reizstärke die Wärmewerte proportional der erreichten Spannung an (Störring, 273, p. 508).

Die Wärmebildung bei verschiedenartiger Reizung ist am Froschmuskel von Metzner, Blix und Bürker untersucht worden.

Ersterer (181, p. 95) benutzte zur Reizung teils Induktionsströme, teils die durch das Federrheonom zu erzielenden Stromschwankungen verschiedener Form. Er reizte damit den Muskel entweder direkt oder vom Nerven aus und verglich untereinander die bei verschiedener Reizart an einem und demselben Muskel erhaltenen Kontraktionen möglichst gleichen Umfanges.

Das Verhältnis Arbeit : Galvanometerausschlag ergab, daß bei der direkten Muskelreizung, trotz kleineren Zuckungshöhen, die Wärmeentwicklung bei den Rheonomreizen im allgemeinen größer war als bei den Induktionsreizen; es kam indessen auch vor, daß jene bei gleicher Zuckungshöhe weniger Wärme als diese entwickelten.

Wie Metzner durch eine nähere Analyse seiner Versuche dartut, läßt sich die größere Wärmeentwicklung bei den Rheonomreizen nicht auf die längere Dauer der entsprechenden Zuckungen beziehen.

Bezüglich seiner hierhergehörigen Versuche hat Blix nur erwähnt, daß die Ergebnisse nicht in allen Versuchsreihen übereinstimmend waren, und bemerkt, daß direkt gereizte Muskeln sowohl bei Momentreizung als bei Zeitreizung oft gleiche Wärmemengen bei gleich hohen Zuckungen abgeben. Unentschieden bleibt dagegen, warum es nicht immer so geschieht, und worauf ein bisweilen vorhandener Unterschied beruhen kann (33, p. 106).

Bei indirekter Reizung vom Nerven aus traten bei den Versuchen von Metzner wesentlich verschiedene Resultate auf, indem hier nur in ganz wenigen Fällen die Wärmebildung bei den Rheonomreizen, wenn auch in ganz geringem Grade, größer als bei den Induktionsreizen war. Meistens war dagegen die durch die letzteren hervorgerufene Wärmebildung größer.

Der Vergleich der Resultate bei direkter und indirekter Reizung des Muskels verschaffte Metzner den Eindruck, als ob im ersten Falle die Wärmebildung bedeutender wäre als im zweiten — was wohl zum Befund von Dean (64), nach welchem die maximale Spannung des indirekt gereizten Muskels niemals die der direkt gereizten erreicht, in gewisse Beziehung gebracht werden muß (181, p. 113).

Demgegenüber findet Bürker (Gastrocnemius, Adductoren), daß isotonische Zuckungen bei Reizung von Nerven aus oder bei direkter Muskelreizung bei gleicher Belastung die gleiche Wärmemenge entwickeln (38, p. 91).

Seit HEIDENHAIN ist der Einfluß der Belastung auf die Größe der Wärmebildung bei unveränderter Stärke des Reizes mit großem Interesse erforscht worden.

Bei seinen Untersuchungen ging HEIDENHAIN (102, p. 84) von der Voraussetzung aus, daß die Wärmeentwicklung mit steigender Arbeit ab-, mit sinkender zunehme.

Seine direkten Versuche ergaben indessen genau das Gegenteil. Der Muskel wurde vom Nerven aus mit gleich starken Induktionsschlägen gereizt und bei jeder Belastung drei Zuckungen ausgelöst. Dabei stieg sowohl die von dem Muskel geleistete Arbeit als auch die entwickelte Wärme mit der Belastung an, und zwar letztere langsamer als die Arbeit. Jenseits einer gewissen oberen Grenze der Belastung sank die Wärmebildung und bei noch höheren Graden der Belastung auch die Arbeitsleistung.

Als Beispiele seien folgende Versuche hier mitgeteilt; da der Muskel auch bei seiner Erschlaffung belastet war, wurde die geleistete Arbeit ihm als Wärme zurückerstattet, und die Galvanometerausschläge stellen daher den Ausdruck der gesamten Energieentwicklung des Muskels dar.

Versuch und No.	Belastung g	Summe der 3 Hubhöhen mm	Arbeit in g-cm	Wärmeentwicklung Skalenteile	Versuch und No.	Belastung g	Summe der 3 Hubhöhen mm	Arbeit in g-cm	Wärmeentwicklung Skalenteile
VIII 1	10	10,6	10,6	8,5	IX 1	10	11,4	11,4	6,0
2	30	10,4	31,2	11,5	2	30	9,5	28,5	7,0
3	90	8,5	76,1	18,0	3	60	9,3	55,5	11,0
4	60	9,6	57,3	11,5	4	90	7,7	69,0	11,5
5	30	10,6	31,8	9,5	5	200	6,0	119,0	13,5
6	10	10,8	10,8	7,0	6	300	4,3	127,5	12,0
7	10	9,7	9,7	7,0	7	200	5,5	109,0	12,0
8	30	9,1	27,3	10,0	8	90	8,0	72,0	11,0
9	60	8,1	48,3	11,0	9	60	9,0	54,0	8,5
10	90	7,5	67,1	11,5	10	30	9,3	27,9	7,0
11	90	7,6	68,4	11,0					
12	60	7,7	46,2	9,0					
13	30	9,0	27,0	7,0					
14	10	9,8	9,8	4,5					

Der erste Teil des Gesetzes von HEIDENHAIN ist, soweit es den Kaltblütermuskel betrifft, von allen späteren Autoren bestätigt worden. Beim künstlich gereizten Säugetiermuskel ist es indessen weder MEADE-SMITH (175) noch LUKJANOW (163) gelungen, die Abhängigkeit der Wärmebildung von der Spannung nachzuweisen.

Gegen den zweiten Teil des betreffenden Gesetzes tritt BLIX entschieden auf (33, p. 115) und hebt hervor, daß, seinen Erfahrungen nach, auch bei der Einzelzuckung die Wärmeproduktion wie die Länge des Muskels mit der Belastung in infinitum zunimmt.

Alles was die Spannung des Muskels während seiner Erregung erhöht, steigert auch den Betrag der Wärmebildung.

Wenn die Verkürzung des Muskels durch Anwendung von äquilibrierten Schwungmassen im Anfange der Kontraktion verzögert wird

und also die Spannung gleichzeitig mehr oder weniger erheblich zunimmt, so nimmt auch die Wärmebildung zu (Fick und Harteneck, 85, p. 80).

Wenn der Muskel mit steigenden Gewichten gespannt, aber an der Verkürzung gehindert wird, so wächst die Wärmebildung bei zunehmender Spannung bis zu einer gewissen Grenze (Heidenhain, 102, p. 93), um jenseits derselben wieder abzunehmen; vgl. die folgende Tabelle:

No.	Spannung	Wärmeentwicklung Skalenteile
1	10	7,0
2	30	8,5
3	40	10,0
4	80	11,0
5	120	11,5
6	200	10,5

Desgleichen wächst die Wärmebildung bei Zuckungen, wo die Verkürzung des Muskels plötzlich verhindert wird, um so mehr, je mehr und früher die Verkürzung gehindert wird (Blix, 33, p. 116).

Und umgekehrt, ein und derselbe Muskel entwickelt weniger Wärme, wenn er sich verkürzen darf, als wenn er an der Verkürzung gehindert wird (Heidenhain, 102, p. 99), wie z. B.:

No.	Belastung g	Summe der 3 Hubhöhen mm	Arbeit g-cm	Wärmeentwicklung Skalenteile	Anmerkungen
1a	10	9,0	9,0	5,0	Freie Zuckung
1b	10	0	0	7,0	Verkürzung gehindert
1c	10	9,0	9,1	4,0	Freie Zuckung
4a	120	4,6	55,2	9,5	Freie Zuckung
4b	120	0	0	13,0	Verkürzung gehindert
4c	120	4,9	56,8	8,5	Freie Zuckung

Endlich entwickelt der Muskel bei Ueberlastung um so weniger Wärme, je geringer seine Spannung vor der Tätigkeit ist; bei zunehmender Größe der Ueberlastung nimmt die Wärmebildung zu (Nawalichin, 188, p. 320).

Hier ist auch die Erfahrung Ficks (81) zu erwähnen, laut welcher die bei einer isometrischen Zuckung entwickelte Wärmemenge bei niederer Temperatur die bei einer isotonischen weit mehr übertrifft, als dies bei einer höheren Temperatur der Fall ist. Die Temperaturerhöhung, die an und für sich den Umfang der chemischen Vorgänge im Muskel steigert, übt also einen ausgleichenden Einfluß auf die Wärmebildung bei isometrischen und isotonischen Zuckungen aus.

Eine Ausnahme von der sonst allgemeinen Regel, daß die Wärmeentwicklung bei der Muskeltätigkeit durch die Spannung erhöht wird, scheinen folgende Erfahrungen von Fick (80) zu bilden. Beim Vergleich der Wärmeentwicklung bei reinen isometrischen Zuckungen mit der bei Schleuderzuckungen, wo der Muskel auf einer gewissen Stufe der Kontraktion losgelassen wurde, fand er nämlich, daß die Wärmebildung im letzteren Falle meistens größer war als im ersteren.

Indessen kam Schenck, der in einer ersten Versuchsreihe dieses Resultat

durchaus bestätigte (240), unter Anwendung eines neuen Instrumentariums zu ganz anderen Ergebnissen: hier lieferte die Schleuderzuckung nur selten mehr Wärme als die isometrische, in einigen wenigen Fällen etwa gerade so viel und in weitaus den meisten Fällen weniger.

Die Ursache dieser Differenz bei den verschiedenen Versuchsreihen findet SCHENCK in der Art und Weise, wie die Spannungsabnahme bei der gestatteten Verkürzung verläuft (vgl. 240, p. 519). Nach FRANK (88, p. 454) könnten hier auch Versuchsfehler vorliegen, da die plötzlichen Verrückungen des Muskels an der Thermosäule sehr hohe Anforderungen an die wärmemessenden Apparate stellen.

Um alle diese Erscheinungen unter einem einheitlichen Gesichtspunkte zusammenzufassen, faßt BLIX (33) die Spannung als eine von Zeit, Reizung und Muskellänge abhängige Größe auf und versucht dann zu zeigen, wie diese Anschauung in manchen Fällen zu einer vollkommneren und richtigeren Auffassung der mechanischen Verhältnisse bei der Muskelkontraktion führt. Denn in diesem Falle läßt sich, wie FRANK in Anlehnung an BLIX bemerkt, das Ergebnis der hierher gehörigen Arbeiten ganz einfach in folgendem Satz ausdrücken: Die Wärmebildung bei der Muskeltätigkeit ist, gleichen Reiz vorausgesetzt, um so größer, je größer vergleichsweise die Länge des Muskels bei den mechanischen Zustandsänderungen ist.

Die Begründung dieses Satzes findet sich in den soeben besprochenen Erfahrungen über die Größe der Wärmebildung bei verschiedener Belastung, bei Anschlagszuckungen, bei isometrischen Zuckungen usw.

Betreffend den Verlauf der Wärmeentwicklung während der einfachen Zuckung hat BLIX (33, p. 116) hervorgehoben, daß diese von solchen Eingriffen, welche ausschließlich die Wiederausdehnung berühren, keinen merklichen Einfluß erleiden. Die Menge freigemachter Wärme wäre also zu der Zeit, als die Verkürzung ihr Maximum erreicht hat, schon definitiv zugemessen, und der absteigende Teil der Zuckungskurve würde keine Wirkung darauf ausüben.

Nach NAWALICHIN (188, p. 320) und BLIX (33, p. 117) gibt ferner der Muskel im Stadium der Verkürzung um so weniger Wärme, je mehr er sich schon zusammengezogen hat. Wenn man nämlich die Belastung unterstützt und die Stütze sukzessive höher und höher hebt, so daß der Muskel im Anfange der wirklichen Tätigkeit immer kürzer und weniger gespannt wird, so wird auch die Wärme immer mehr vermindert, bis endlich die Stütze so hoch eingestellt wird, daß der Muskel die Last nicht mehr angreift.

Die Wärmeentwicklung bei superponierten Zuckungen wurde von NAWALICHIN (188, p. 316) in der Weise untersucht, daß der Muskel durch zwei schnell nacheinander folgende Oeffnungsinduktionsströme gereizt wurde. Die Doppelreizung bewirkte immer eine Steigerung der Wärmebildung, wenn sie eine Vergrößerung der Hubhöhe zur Folge hatte; im entgegengesetzten Falle trat bei der Doppelreizung keine größere Wärmebildung als bei einer Einzelreizung auf. Auch hier gilt also die Regel, daß ein Reiz, der keine mechanische Wirkung hervorruft, auch in bezug auf die Wärmebildung ohne Erfolg ist.

Beim wirklichen Tetanus ist bei gleicher Belastung und Reizstärke die Wärmebildung natürlich größer als bei Einzelzuckungen.

Wenn die Stärke des tetanisierenden Stromes von einem Minimum aus allmählich gesteigert wird, nimmt der Umfang des Tetanus bis zu einem gewissen Maximum zu. Mit diesem Maximum fällt auch das Maximum der Wärmebildung zusammen; auch steigt die Wärmeentwicklung so lange, wie die Energie des Tetanus zunimmt, und sinkt, wenn diese abzunehmen beginnt (Heidenhain, 102, p. 128).

Auch beim Tetanus nimmt die Wärmebildung bei konstantem Reiz und steigender Belastung zu (Heidenhain, 102, p. 131).

Wird der Muskel in seiner Ruhelage fixiert und also an der Verkürzung verhindert, so steigt die Wärmebildung mit dem Grade der Spannung, die dem Muskel vor der Fixation durch das belastende Gewicht erteilt wurde (Heidenhain, 102, p. 133).

Dementsprechend entwickelt der gleichstark belastete Muskel bei tetanisierender Reizung mehr Wärme bei verhinderter als bei gestatteter Verkürzung (Heidenhain, 102, p. 135).

In bezug auf die Einwirkung der Temperatur gilt nach Schenck (241) für den Tetanus dasselbe wie für die Einzelzuckung, d. h. daß beim kalten Muskel die Wärmeentwicklung bei isometrischem Regime (W_m) im Vergleich mit der bei isotonischem (W_t) größer ist als bei warmem Muskel. Zu einem entgegengesetzten Resultat ist Greife (98) gekommen; nach ihm wäre der Quotient W_m/W_t beim warmen Muskel größer als beim kalten. Die Ursache dieses Unterschiedes liegt vielleicht darin, daß die Reizfrequenz in Schencks Versuchen wesentlich niedriger war als in den von Greife.

Letzterer fand außerdem, daß der Quotient W_m/W_t sowohl bei niederer als bei höherer Temperatur bei Zunahme der Reizstärke abnahm. Auch bei schwachen Reizen sank der Quotient herab, was damit zusammenhängt, daß dabei keine starken Muskelspannungen erzielt werden können.

Wie bei der Einzelzuckung ist auch im Tetanus die Wärmeentwicklung um so größer, je mehr die Spannung während der Verkürzung zunimmt (Heidenhain, 102, p. 137).

Ueber den Verlauf der Wärmeentwicklung bei der Reizsummation geben Schenck und Bradt (242) an, daß die bei zwei summierten isotonischen Zuckungen gebildete Wärme immer kleiner ist als die doppelte Wärmeentwicklung bei der Einzelzuckung. Bei wachsendem Reizintervall nimmt die Wärmebildung zuerst bis zu einem relativen, dem $1\frac{1}{2}$-fachen der Einzelzuckung entsprechenden Maximum zu, dann wieder auf ein relatives, dem $1\frac{1}{3}$-fachen der Einzelzuckung entsprechendes Minimum ab, welches erreicht wird, wenn die zweite Zuckung auf dem Gipfel der ersten ansetzt. Dann folgt wieder eine neue Zunahme, bis bei völliger Trennung der beiden Zuckungen das Doppelte der Wärmebildung einer Einzelzuckung erreicht ist.

Bei drei summierten Zuckungen ist die Wärmemenge für die dritte Zuckung im allgemeinen noch kleiner als für die zweite.

Auch beim isometrischen Regime gilt, daß die bei zwei Zuckungen gebildete Wärmemenge kleiner ist als die doppelte Wärmemenge der Einzelzuckung; mit wachsendem Reizintervall nimmt die Wärmebildung immer zu, und zwar zuerst verhältnismäßig schnell bis zu dem Punkt, wo die zweite Zuckung etwa in der Mitte des aufsteigenden Schenkels ansetzt, von da ab aber langsamer.

Bei einer dritten isometrischen Zuckung wird in der Regel noch weniger Wärme gebildet als bei der zweiten.

Die Wärmebildung bei summierten Zuckungen ist daher, unter sonst gleichen Umständen, um so geringer, je mehr sich der Muskel schon verkürzt hat. Also muß die Verkürzung an sich den wesentlichsten Einfluß auf die Wärmebildung im Tetanus ausüben.

Dies geht sehr deutlich aus Versuchen von Fick hervor, wo der gleiche Muskel gleichlange entweder mit einzelnen oder mit tetanisierenden Induktionsschlägen gereizt wurde. Die Wärmeentwicklung war im ersten Falle bedeutend größer als im zweiten (Fick, 79, p. 214).

Wir können also den Satz dahin erweitern, daß im Akte der Verkürzung mehr Wärme gebildet wird, als wenn der Muskel gleichlange im zusammengezogenen Zustand erhalten wird. Dies wird noch durch folgende Erfahrungen bestätigt.

Wenn derselbe Muskel in einer Reihe aufeinanderfolgender Versuche durch Reize gleicher Stärke und Frequenz in Tetanus von verschiedener Dauer versetzt und die entsprechende Wärmeentwicklung für jede Zeiteinheit berechnet wird, so ist diese um so kleiner, je länger der Tetanus gedauert hat. Wird die Wärmeentwicklung während des ersten Zeitabschnittes, wo ja die Verkürzung selbst stattfindet, abgezogen, so ist die Wärmebildung im weiteren Verlauf des Tetanus für jeden gleichlangen Zeitabschnitt etwa konstant und wesentlich kleiner als während der Verkürzung an sich, wie z. B. im folgenden Versuche (Fick, 79, p. 216):

Dauer des Tetanus in Metronomschlägen	Wärmebildung in Skalenteilen	Für die Zeiteinheit (1 Metronomschlag)	Differenzen, berechnet für 1 Metronomschlag nach Subtraktion von 18,5
1	18,5	18,5	
2	26	13,0	7,50
3	31	10,3	6,25
4	38,5	9,6	6,66
5	44	8,8	6,38
6	52	8,7	6,70

Das Mittel der Wärmeentwicklung für 1 Metronomschlag beträgt, wenn die erste Periode abgezogen wird, 6,70 Skalenteile, mit einer mittleren Abweichung von $\pm$ 0,32.

Durch Untersuchung des respiratorischen Gaswechsels läßt sich am Menschen erweisen, daß das Beibehalten einer Kontraktion mit geringerer Anstrengung und geringerem Aufwand von Energie erfolgt als die Verkürzung an und für sich. Beim Tragen eines Gewichtes nimmt die Kohlensäureabgabe bei gleicher Kontraktionsdauer der Belastung proportional zu, und zwar beträgt sie in den Selbstversuchen von Johansson und Koraen (122, 123) für das Beibehalten der Kontraktion während 1 Sekunde bei 10 kg Belastung rund 0,001 g. Die Herstellung der Kontraktion beansprucht dagegen, ebenfalls für 10 kg Belastung, etwa 0,003 g Kohlensäure. Wenn man also die Kohlensäureabgabe bei verschiedenen Versuchen von derselben absoluten Dauer und mit derselben Gesamtdauer der Kontraktionen vergleicht, so findet man immer eine größere Kohlensäureabgabe, je größer die Zahl der Kontraktionen und also je kürzer die Dauer der

einzelnen Kontraktionen ist, wie z. B. in folgenden Versuchen von je 1/2 Stunde bei 20 kg Belastung:

	A	B	C
Zahl der Kontraktionen	900	450	22,5
Dauer jeder Kontraktion	1″	2″	40″
Kohlensäureabgabe	18,7—19,7 g	16,3 g	13,5 g

Für eine Kontraktion von 1 Sekunde Dauer beträgt die Kohlensäureabgabe bei A 19,2/900 = 0,0213, bei B 16,3/900 = 0,0181, bei C 13,5/900 = 0,0150 g.

Wenn wir bei B und C für die Herstellung der Kontraktion nach A die Zahl 0,0213 g CO_2 annehmen, so bleibt für das Beibehalten der Zusammenziehung bei B 6,7 und bei C 12,6 g CO_2, d. h. pro Sekunde 0,0149 bezw. 0,0147 g CO_2.

Der erste, der den Wirkungsgrad des Muskels direkt untersuchte, war Fick. Im Verein mit Harteneck (85) machte er Versuche an den Muskelmassen, welche beim Frosche an beiden Seiten auf der inneren Seite des Oberschenkels vom Becken zur Tibia überspringen. Als Arbeitseinheit benutzte er das Gramm-Millimeter und als Wärmeeinheit diejenige Wärmemenge, welche die Temperatur eines Milligramms Wasser von 0 auf 1° C erhöht (Mikrokalorie, mc). Nach Ende der Kontraktion war der Muskel noch vom Gewicht belastet; die ausgeführte Arbeit wurde ihm also als Wärme zurückerstattet, und die beobachtete Wärmeproduktion stellte daher den Gesamtbetrag der Energieentwicklung dar.

In folgender Tabelle ist eine von den Versuchsreihen Ficks aufgenommen (79, p. 218); die spezifische Wärme des Muskels ist gleich 0,8.

Belastung g	Temperaturerhöhung in 0,001° C	Wärmemenge W mc	Arbeit in Gramm-Millimeter	Thermisches Aequivalent der Arbeit A mc	Verhältnis der Wärme zur Arbeit (W/A)
0	5,1	14,6	0	0	∞
20	6,3	18,3	465	1,09	16,7
40	6,8	19,7	802	1,88	10,5
80	8,3	23,9	1420	3,34	7,1
120	8,4	24,2	1914	4,50	5,4
160	8,9	25,8	2402	5,64	4,6
200	8,9	25,6	2905	6,83	3,7
160	9,1	26,2	2402	5,64	4,6
120	8,1	23,3	1914	4,50	5,2
80	7,6	21,9	1420	3,34	6,6
40	6,7	19,5	819	1,92	10,2
20	6,2	18,0	465	1,09	16,6
0	4,6	13,4	0	0	∞

Das wichtige Resultat dieser Versuche ist also, daß bei maximaler Reizung des Muskels das Verhältnis Wärme zur Arbeit (W/A) sich um so mehr zugunsten der Arbeit verändert, je größer die Belastung ist. Während also bei einer Belastung von 20 g W/A gleich 16,7 ist, beträgt es bei einer Belastung von 200 g nur noch 3,7.

An den Säugetieren inkl. dem Menschen hat man durch Untersuchungen des Gaswechsels bezw. des gesamten Energiewechsels bei

Ruhe und Arbeit versucht Aufschlüsse über den Wirkungsgrad des Skelettmuskels zu erhalten.

Nach einer Zusammenstellung von Loewy über die Resultate der hierhergehörigen Stoffwechselversuche würde der Wirkungsgrad der menschlichen Muskeln beim Bergaufgehen etwa 30 Proz. betragen (159, p. 274).

Die unter Anwendung der kalorimetrischen Methode gemachten Versuche ergeben ihrerseits für den Wirkungsgrad der Muskeln des Menschen etwa 22—26 Proz. (vgl. 280, p. 45 ff.)

Dabei ist indessen zu berücksichtigen, daß durch diese Zahlen der reine Wirkungsgrad der menschlichen Muskeln nicht ausgedrückt ist, denn in denselben ist auch der Betrag der unvermeidlichen Mehrleistung der Atemmuskeln und des Herzens bei der körperlichen Tätigkeit enthalten.

Wir können daher wohl sagen, daß der Wirkungsgrad der Wirbeltiermuskeln überhaupt unter günstigen Umständen etwa von derselben Größe ist und rund 30 Proz. beträgt.

Die späteren Untersuchungen von Bürker (am Frosch, 37, 38) haben erwiesen, daß der Wirkungsgrad zu verschiedenen Jahreszeiten sehr wesentliche Variationen darbietet, sowie daß er nicht bei allen Muskeln eines und desselben Individuums gleich groß ist. Im allgemeinen machen die Muskeln von Winterfröschen bei maximaler Reizung vom Nerven aus, wenn die geleistete Arbeit wieder rückgängig gemacht wird, Wärmemengen frei, welche in ihrer Größe sehr abhängig von der Größe der Belastung sind; die Muskeln von Frühjahrsfröschen machen unter denselben Bedingungen Wärmemengen frei, die von der Belastung viel weniger abhängig sind, wie z. B. (37, p. 269) im folgenden Versuch am Gastrocnemius des Frosches, wo die angeführten Zahlen Mittel von je drei Kontraktionen betragen.

Belastung	Winterfrosch		Frühjahrsfrosch I		Frühjahrsfrosch II	
	Arbeit	Wärme	Arbeit	Wärme	Arbeit	Wärme
g	g-cm	Skalent.	g-cm	Skalent.	g-cm	Skalent.
5	1,6	54	1,5	75	1,4	77
9	2,88	60	2,7	80	2,4	82
19	5,9	71	5,5	85	5,4	94
29	8,6	78	8,1	91	8,4	100
41	11,4	84	10,7	101	11,4	107
59	16,3	91	14,9	101	16,5	107
78	20	97	19	104	21	106
95	24	104	22	107	24	107
126	29	108	28	109	30	107
148	33	112	31	109	33	108
163	34	114	33	110	36	107
196	38	114	37	111	39	108

Mit zunehmender Belastung steigt die Wärmebildung beim Winterfrosch von 54 auf 114 und erreicht ihr Maximum bei 163 g Belastung. Beim Frühjahrsfrosch I dagegen steigt die Wärmebildung von 75 bis auf 111 und erreicht ein relatives Maximum von 107 schon bei einer Belastung von 95 g. Der Frühjahrsfrosch II zeigt eine Wärmebildung, die von 77 auf 108 ansteigt und schon bei der Belastung von 41 g ihr Maximum erreicht.

In der Fortsetzung dieser Versuche präzisiert Bürker (38, p. 44) seine Resultate folgendermaßen. Bei den Frühjahrsmuskeln wurde bei starker Belastung (196 g) noch nicht doppelt so viel Energie aufgewendet wie bei schwacher Belastung (5 g). Unter denselben Bedingungen war der Energieaufwand bei Wintermuskeln sehr wesentlich abhängig von der Belastung, indem bei der starken Belastung von 196 g fast dreimal so viel Energie zu einer maximalen Zuckung aufgewendet wurde als bei der Belastung von 5 g. Ein mittleres Verhalten zeigten die Herbstmuskeln. Bei den schwer zu beschaffenden Sommerfröschen zeigten die Muskeln vielfach große Unregelmäßigkeiten; wo diese ausgeschlossen waren, ergab sich eine mittlere Abhängigkeit des Energieaufwandes von der Belastung.

Als Illustration hierzu sei auf die untenstehende Tabelle verwiesen. Die darin aufgenommenen Zahlen stellen bei jeder Belastung und jedem Muskel die bei der ersten Kontraktion beobachteten Ausschläge dar.

Belastung g	Arbeit in g-mm				Wärme in Skalenteilen			
	Frühjahr	Sommer	Herbst	Winter	Frühjahr	Sommer	Herbst	Winter
5	13,5	11,4	12,3	14,4	60	71	54	48
25	58	54	53	68	57	72	82	61
95	160	135	169	170	68	66	89	87
196	250	455	255	370	92	118	97	122

Bei einer Zunahme der Arbeitsgröße um das

18fache	ist die Wärmeentwicklung	beim	Frühjahrsmuskel	1,5mal	größer
40 „	„ „ „	„	Sommermuskel	1,7mal	„
21 „	„ „ „	„	Herbstmuskel	1,8mal	„
26 „	„ „ „	„	Wintermuskel	2,5mal	„

Beim Vergleich der Arbeitsleistung und der Wärmebildung bei den Adductoren und dem Gastrocnemius bei einem und demselben Tiere zeigte sich der Wirkungsgrad, ausgedrückt durch den Quotienten Arbeit g-mm / Wärme Skalenteile (A/W), erheblich geringer beim Gastrocnemius als bei den Adductoren, wie aus folgender Tabelle hervorgeht.

I. Winterfrosch.

Belastung	Arbeit g-mm		Wärme Skalenteile		Wirkungsgrad[1] A/W	
g	Adduct.	Gastr.	Adduct.	Gastr.	Adduct.	Gastr.
5	18,5	14,5	43	71	0,43	0,20
19	106	57	39	89	2,72	0,64
41	209	112	65	104	3,22	1,08
78	329	195	54	113	6,09	1,73
126	365	280	53	122	6,89	2,30
196	278	372	42	123	6,62	3,02
78	293	201	50	116	5,86	1,73
5	21,9	15,8	19	84	1,15	0,19

1) Der Wirkungsgrad ist in willkürlichem, nicht in absolutem Maß berechnet.

II. Frühjahrsfrosch.

Belastung	Arbeit g-mm		Wärme Skalenteile		Wirkungsgrad A/W	
g	Adduct.	Gastr.	Adduct.	Gastr.	Adduct.	Gastr.
5	22,2	11	27	49	0,82	0,22
19	75	38	34	53	2,21	0,72
41	125	71	41	61	3,05	1,16
78	203	119	47	64	4,32	1,86
126	242	164	41	68	5,90	2,41
196	239	212	38	69	6,29	3,07
126	221	164	31	65	7,13	2,52
78	176	117	27	60	6,52	1,95
41	107	70	23	56	4,65	1,25
19	61	38	14	54	4,36	0,70
5	16,7	10,5	6	38	2,78	0,28

In beiden Reihen ist die Arbeit der Adductoren mit nur einer einzigen Ausnahme (I, 196 g) größer als die des Gastrocnemius, und nichtsdestoweniger ist die Wärmeentwicklung bei diesem durchweg größer.

Hierbei muß indessen noch die verschiedene Größe der Muskeln in Betracht gezogen werden. Der wirkliche relative Ausdruck der Wärmebildung wird erhalten durch Multiplikation des Galvanometerausschlages mit dem Gewicht der betreffenden Muskeln. Wir erhalten dann die unten zusammengestellten Zahlen, aus welchen dasselbe Gesetz hervorgeht, wenn auch die Differenzen etwas kleiner sind.

I. Winterfrosch. Adductoren 0,95 g, Gastrocnemius 0,67 g.

Belastung	Wärme × Gewicht des Muskels Skalenteile		Red. Wirkungsgrad	
g	Adduct.	Gastr.	Adduct.	Gastr.
5	40	48	0,46	0,30
19	37	60	2,87	0,95
41	62	70	3,37	1,60
78	51	76	6,45	2,57
126	50	82	7,30	3,41
196	40	82	6,95	4,54
78	48	78	6,10	2,58
5	18	66	1,22	0,24

II. Frühjahrsfrosch. Adductoren 0,98 g, Gastrocnemius 0,69 g.

Belastung	Wärme × Gewicht des Muskels Skalenteile		Red. Wirkungsgrad	
g	Adduct.	Gastr.	Adduct.	Gastr.
5	27	34	0,82	0,32
19	34	37	2,21	1,03
41	40	42	3,12	1,69
78	46	44	4,41	2,70
126	40	47	6,05	3,49
196	37	48	6,46	4,42
126	30	45	7,37	3,65
78	27	41	6,52	2,85
41	23	39	4,65	1,79
19	14	37	4,36	1,03
5	6	26	2,78	0,40

Die Ermüdung übt auf den Wärmehaushalt des Muskels einen sehr merkwürdigen Einfluß aus.

Schon Heidenhain (102, p. 79) fand, daß mit fortschreitender Ermüdung die Wärmeentwicklung schneller als die Arbeit des Muskels absinkt, wie z. B. im folgenden Versuch am Froschgastrocnemius.

No.	Zahl der Kontraktionen	Arbeit, Mittel g-cm	Temperaturerhöhung, Mittel Skalenteile	Arbeit : Wärme
1	9	6,32	2,2	2,87
2	50	isometrische Kontraktionen		—
3	9	6,27	1,3	4,82
4	36	isotonische Kontraktionen		—
5	50	isometrische Kontraktionen		—
6	9	4,12	0,4	10,3

Beim Tetanus findet man dasselbe (der Tetanus dauerte immer je 5 Sekunden):

No.	Hubhöhe mm	Temperaturerhöhung Skalenteile	Hubhöhe: Wärme
1	14,9	67	0,22
3	14,0	33	0,42
5	13,0	25	0,52
7	11,0	18	0,61
9	4,6	7,5	0,61
11	1,5	2	0,75

Dieses Resultat ist von den späteren Autoren vielfach bestätigt worden. Als weiteres Beispiel teile ich noch folgende Reihe von Bürker (37, p. 253) mit, wobei die Zahlen Mittelwerte aus 9 aufeinander folgenden Gruppen von je 10 Zuckungen darstellen; Froschgastrocnemius, Belastung 95 g:

No.	Hubhöhe mm	Arbeit g-cm	Wärme in Skalenteilen	Arbeit: Wärme
1	1,8	17	87	0,195
2	1,8	17	89	0,191
3	1,8	17	89	0,191
4	1,9	18	90	0,200
5	1,9	18	91	0,198
6	1,9	18	84	0,214
7	1,8	17	72	0,236
8	1,8	17	58	0,293
9	1,6	15	46	0,326

Während der ersten 50 Zuckungen bleiben sowohl Arbeit als Wärmebildung ziemlich unverändert, auch variiert der Quotient Arbeit: Wärme (A/W) nur zwischen 0,191 und 0,200. Im weiteren Verlauf der Ermüdung verändert sich die Sachlage aber wesentlich, so daß in der 9. Gruppe die Arbeit nur um etwa 12 Proz., die Wärmebildung aber um 47 Proz. im Verhältnis zur 1. Gruppe abgenommen hat. Auch ist der Quotient A/W jetzt von 0,195 auf 0,326 gestiegen.

Der Vergleich der Ermüdungserscheinungen bei Winter- und Frühjahrsfröschen ergibt, daß die Wärmebildung bei jenen viel schneller als bei diesen abnimmt (Bürker, 37, p. 267).

Auch bei den Muskeln der Säugetiere sind ähnliche Erscheinungen beobachtet worden. Bei direkter Reizung des vom Blute temporär abgesperrten Muskels fand Lukjanow (163, p. 160) den Wirkungs-

grad gleich $^1/_{10}$ bis $^1/_{124}$ — was angesichts der aus dem Gaswechsel gewonnenen Erfahrungen über den Wirkungsgrad des Säugetiermuskels (vgl. p. 21) nur als Ausdruck davon gelten kann, daß die Versuchsbedingungen gar zu ungünstig waren. Bei den späteren Stadien der Ermüdung kam es aber vor, daß bei noch deutlichen Zuckungen keine Wärmebildung nachgewiesen werden konnte.

Diese Tatsache, sowie die Erfahrung von MEADE-SMITH (176, p. 296), daß die Wärmebildung bei der Arbeit im blutdurchströmten Muskel wesentlich größer als im blutleeren Muskel ist, dürfte ebensowenig wie die beim ermüdeten Froschmuskel gemachten Beobachtungen in der Weise gedeutet werden können, daß der Wirkungsgrad des Muskels bei fortschreitender Ermüdung bezw. bei Blutmangel immer größer wird, daß also der ermüdete Muskel wesentlich zweckmäßiger seine Arbeit ausführen würde.

Obgleich diese Anschauung von mehreren bedeutenden Autoren vertreten worden ist, scheint sie dennoch kaum mit unseren sonstigen Erfahrungen über die Leistungen der Körperorgane in Uebereinstimmung gebracht werden zu können, wie es ja auch außerordentlich paradox klingt, daß der ermüdete Muskel in gewisser Beziehung ein vollkommeneres Werkzeug als der ganz frische wäre.

Uebrigens scheinen die Erfahrungen über den Gaswechsel bei ermüdender Arbeit mit aller wünschenswerten Deutlichkeit zu ergeben, daß hier keine Rede von einer größeren Sparsamkeit bei den Leistungen des ermüdeten Muskels sein kann, denn die pro Arbeitseinheit unter sonst gleichen Umständen so konstante Größe der CO_2-Abgabe bezw. des O_2-Verbrauches steigt bei der Ermüdung, bezw. wenn die Arbeit oder die Belastung von Anfang an zu groß ist, wesentlich in die Höhe.

So fand LOEWY (158, p. 413), daß der O_2-Verbrauch beim Drehen am GÄRTNERschen Ergostaten pro kg-m Arbeit durchschnittlich um 10 Proz. größer war, wenn die Dauer der Arbeit vor der Probe von etwa 3 Minuten auf 8 Minuten verlängert wurde.

In JOHANSSONS Versuchen war die Kohlensäureabgabe für 1 kg-m Arbeit gleich etwa 0,0056—0,0058 g, wenn die Arbeit, bei einer Belastung von 32,1 kg, nicht mehr als höchstens etwa 5000 kg-m während 30 Minuten betrug. Bei der gleichen Belastung, aber einer Leistung von 5700 kg-m während 30 Minuten stieg die Kohlensäureabgabe pro kg-m auf 0,0067 g an (120, p. 300).

ZUNTZ und SCHUMBURG (304, p. 278) fanden den Energieverbrauch bei zwei erwachsenen Männern für die Fortbewegung von 1 kg um 1000 m bei gleichzeitiger Steigung um 1,891 m durchschnittlich gleich 554,8 bezw. 554,6 kal. vor einer ermüdenden Arbeit. Nach dieser erforderte die gleiche Leistung 633,8 bezw. 582 kal. — also eine Zunahme um 14,2 bezw. 4,9 Proz.

Zur Erklärung dieser Zunahme wird vielfach angenommen, daß bei der Ermüdung auch andere Muskeln als die vorher tätigen sich an der Arbeit beteiligen. JOHANSSON, der in dieser Hinsicht eine sehr große eigene Erfahrung besitzt, ist indessen geneigt, diesem Umstande keine größere Bedeutung beizumessen. Es ist daher möglich, daß die betreffende Mehrzersetzung gerade davon herrührt, daß die ermüdenden Muskeln weniger ökonomisch arbeiten. Aber auch wenn eine solche Deutung der betreffenden Erscheinung zurzeit noch etwas willkürlich ist, so folgt andererseits aus der überaus großen Zahl von Beobachtungen über das Verhalten des Gaswechsels usw. bei strenger

körperlicher Arbeit, daß hier eine Zunahme des Wirkungsgrades der Muskeln, die der bei den soeben besprochenen Versuchen am Frosche stattfindenden entsprechen würde, nie beobachtet worden ist.

Indessen müssen die Versuche über die Veränderungen des Gaswechsels bei völlig unversehrten Individuen als wesentlich bedeutungsvoller erachtet werden als diejenigen, die an ausgeschnittenen Kaltblütermuskeln oder an Warmblütermuskeln bei aufgehobenem Kreislauf gemacht worden sind.

Auf Grund dessen scheint es mir nicht ganz unmöglich, daß die Zunahme des Wirkungsgrades bei ermüdenden Froschmuskeln nur scheinbar ist und darauf zurückgeführt werden muß, daß die einmal angegriffenen Moleküle nicht bis zu den Endprodukten zertrümmert worden sind, daß also die Menge der intermediären Zersetzungsprodukte bei fortschreitender Ermüdung immer mehr zunimmt mit gleichzeitiger Abnahme der gleichzeitig entwickelten Wärme. Der ermüdete Muskel würde also bei seiner Arbeitsleistung in gleichem oder vielleicht noch höherem Maße als der frische Muskel die zu seiner Arbeit nötigen Moleküle angreifen, indessen ohne sie genügend weit zu zersetzen. Hier würde, wie ohne weiteres ersichtlich, keine Zunahme des Wirkungsgrades vorliegen: die zurückgebliebenen Zwischenprodukte stellen kein Reservematerial mehr dar, sondern dürften vielmehr wie alle Zersetzungsprodukte, wenn sie sich in zu großer Menge häufen, nur schädliche Wirkungen auf den Muskel ausüben.

Daß diese Auffassung die Unterstützung durch direkte Versuche in hohem Grade nötig hat, brauche ich wohl kaum zu bemerken.

2) Die übrigen Organe. Ueber die Wärmebildung in den übrigen Organen des Körpers liegen verhältnismäßig wenig umfassende Angaben vor. Aus diesen geht der Hauptsache nach etwa folgendes hervor.

Bezüglich der Speicheldrüsen gaben Ludwig und Spiess (160, 162) im Jahre 1857 an, daß beim Hunde die Temperatur des Submaxillarisspeichels um 1—1,5° C wärmer als das Carotisblut sein könne. Desgleichen beobachtete Claude Bernard (27, p. 179), daß bei der Sekretion sowohl die Temperatur der Drüse als die des aus dieser strömenden Venenblutes zunimmt (vgl. auch Morat, 185, 185a).

Demgegenüber zeigten Bayliss und Hill (20), daß der Speichel nicht wärmer war als die Drüse und die den Ausführungsgang umgebenden Gewebe. Das entgegengesetzte Resultat von Ludwig wird darauf zurückgeführt, daß bei seinen Versuchen das Carotisthermometer nicht von zirkulierendem Blut umgeben war und also eine zu niedrige Temperatur anzeigte.

Daraus läßt sich natürlich nicht schließen, daß die Submaxillardrüse bei ihrer Tätigkeit keine Wärme produziere, denn die Unrichtigkeit einer solchen Schlußfolgerung geht nicht allein aus den allgemeinen Erfahrungen über die Wärmebildung bei der Organfunktion, sondern auch aus dem direkten Nachweis des umfangreichen Gaswechsels bei dieser Drüse unzweideutig hervor. Die betreffenden Versuche ergeben aber, daß die hier gebildete Wärmemenge zu klein ist, um direkt nachgewiesen werden zu können, und daß sie also im gesamten Wärmehaushalt der betreffenden Tiere keine erwähnenswerte Rolle spielen kann.

Dagegen ist die Leber Sitz einer bedeutenden Wärmebildung,

wie schon aus BERNARDS Nachweis hervorgeht, daß das Pfortaderblut um 0,2—0,4° C kälter war als das Blut der Lebervene (27, p. 190).

E. CAVAZZANI (47) fand bei gleichzeitiger Bestimmung der Temperatur der Leber und des Aortablutes, daß jene 0,14—0,63° C wärmer war als dieses. Im Vergleich mit der Rectaltemperatur stellte sich die Temperatur der Leber manchmal höher, manchmal niedriger. Im Anfange des Versuches, oder wenn man künstlich die allgemeine Temperatur zur normalen Höhe brachte, war die Lebertemperatur beständig die höchste. Wenn die Portalvene unterbunden wurde, stieg die Temperatur der Leber um etwa 0,1—0,5° C; die Unterbindung der Leberarterie verursachte eine Temperaturzunahme von etwa 0,05 bis 0,07° C (CAVAZZANI, 50).

Ferner beobachtete CAVAZZANI bei künstlicher Durchblutung der ausgeschnittenen Leber, daß das aus der V. cava inf. strömende Blut ohne Ausnahme wärmer war als das in die V. porta einströmende.

Bei akuter Erstickung (Hund) steigt die Temperatur der Leber um 0,15—0,20° C und mehr, und nach Eintritt des Todes setzt sich diese Temperatursteigerung mindestens 10 Minuten lang fort (48). Hierbei verändert sich die Temperaturdifferenz zwischen Rektum und Leber immer zugunsten der letzteren, so daß diese 10 Minuten nach dem Tode 1,6° C höher temperiert sein kann als das Rektum (CAVAZZANI). Diese Temperatursteigerung wird unter dem Einfluß gewisser Gifte geringer oder ganz aufgehoben (CAVAZZANI, 49).

Angesichts dieser Tatsachen und auf Grund ihrer bedeutenden Größe muß daher die Leber unbedingt zu den speziell wärmebildenden Organen des Körpers gezählt werden.

Bei künstlicher Reizung der nach der Leber verlaufenden Nerven (Splanchnicus, Vagus) konnte WAYMOUTH REID (220) bei kurz vorher entbluteten Katzen keine Temperatursteigerung in der Leber nachweisen.

Auch die Nieren scheinen bei ihrer Tätigkeit nicht ganz unerhebliche Wärmemengen zu bilden. Durch vergleichende Temperaturbestimmungen in der Aorta und dem Ureter stellte GRIJNS (99) fest, daß die Harntemperatur öfters höher war als die Temperatur des Blutes, und zwar betrug die größte Differenz + 0,45° C. Hierbei ist zu bemerken, daß das Ureterthermometer in einer Entfernung von 2,4—8 cm von der Nierenpapille angebracht war, weshalb der sezernierte Harn sich auf dieser Strecke etwas abkühlen konnte.

Da das Aortablut, wie oben bemerkt, kälter ist als die Muskeln, und das Blut der Vena portae kälter ist als das Blut der Lebervene, ist es ziemlich klar, daß sich das Blut während seiner Strömung durch die Lungen in nachweisbarem Grade abkühlen muß, und daß demgemäß die Temperatur in der rechten Herzkammer höher sein muß als in der linken.

Merkwürdigerweise ist man indessen bei den hierhergehörigen Untersuchungen vielfach zu ganz abweichenden Resultaten gekommen. So fanden COLIN (54) sowie JACOBSON und BERNHARDT (114), daß die Temperatur der linken Kammer in der Regel höher war als die der rechten, während G. LIEBIG (155), BERNARD (27, p. 77), HEIDENHAIN und KÖRNER (103) das Gegenteil beobachteten. Die in den letzteren Versuchen beobachteten Differenzen zugunsten der rechten Kammer betrugen beim Hunde 0,1—0,6° C, beim Schafe 0,02—0,4° C.

Dem gleichen Unterschied begegneten HEIDENHAIN und KÖRNER

indessen auch in dem Falle, wenn sie bei ihren Versuchstieren die künstliche Atmung mit einer mit Wasserdampf gesättigten und auf 36—40° C erwärmten Luft unterhielten. Sie kamen daher zu dem Schlusse, daß die betreffende Differenz nicht ausschließlich wenigstens die Folge einer Abkühlung des Blutes in den Lungen darstellte, sondern wesentlich durch die Lage der rechten Herzens in der Nähe der Leber und die dadurch verursachte Erwärmung des rechten Herzens zu erklären wäre.

Gegen diese Deutung ließ sich indessen einwenden, daß das Blut doch irgendwo abgekühlt werden mußte, und HERING (105) hatte in der Tat an einem Kalb mit Ectopia cordis beobachtet, daß die rechte Kammer etwa 0,6° C wärmer war als die linke, obgleich das Herz vollständig außerhalb des Brustkorbes lag und daher von der Leber garnicht beeinflußt werden konnte.

In der Tat wiesen ja HEIDENHAIN und KÖRNER (103, p. 563) nach, daß gewisse Teile der Lungen, nämlich die der ganzen konvexen Fläche des Zwerchfelles benachbarten sowie außerdem noch die das Herz begrenzenden in der Mehrzahl der Fälle wärmer sind als das arterielle Blut, und daß in größerer Entfernung vom Zwerchfelle nach oben oder vom Herzen nach außen die Temperatur allmählich der des Aortablutes gleich wird, um in noch größerer Entfernung unter dieselbe zu sinken. Abgesehen von den oberflächlichsten Schichten betrug die Differenz nicht leicht mehr als 0.1—0,2° C.

Nähere Aufschlüsse brachte endlich eine unter EXNERS Leitung ausgeführte Untersuchung von YOSHIMURA (301). Unter Anwendung der thermoelektrischen Methode fand er an Tieren mit uneröffnetem und eröffnetem Brustkasten, daß die Wand der linken Kammer um etwa 0,5° C höher temperiert ist als die Lunge; daß aber andererseits die Wand der linken Kammer bei eröffnetem Brustkasten durchwegs wärmer ist als das Blut in der linken Kammer, sowie daß diese Differenz im Durchschnitt beim Hunde 2,5 und bei der Katze 3,0° C betrug. Wegen des Einflusses der künstlichen Atmung, die bei einer Lufttemperatur von 25° C ausgeführt wurde, ist diese Differenz jedoch zu groß, um als Ausdruck des normalen Verhaltens gelten zu können.

Noch höher steigt der Unterschied, wenn das Herz bei eröffnetem Thorax durch Wattebäusche vor Abkühlung geschützt wird.

Von den Lungen wird also nicht allein das aus dem rechten Herzen strömende venöse Blut abgekühlt, sondern auch ein Teil der durch die Kontraktionen des Herzens gebildeten Wärme — nach YOSHIMURAS Berechnungen etwa $^1/_{10}$ bis $^1/_{15}$ — aufgenommen und hierdurch das Herz vor zu starker Erwärmung geschützt.

Im Anschluß an diese Erfahrungen sind die Beobachtungen von VICTOROW (292) über die thermoregulatorische Bedeutung der Luftsäcke bei den Vögeln zu erwähnen. Wie die Lungen schützen auch diese den Körper vor Ueberhitzung. Wenn nämlich die Luftsäcke bei Tauben ausgeschaltet werden und dann die Fliegmuskulatur tetanisiert wird, so steigt die Temperatur des Tieres sehr hoch an, was bei noch funktionierenden Luftsäcken nicht der Fall ist.

Man könnte sich denken, daß die Verdauungsorgane nicht allein durch ihre Tätigkeit bei der Sekretion der Verdauungsdrüsen und bei den Bewegungen des Verdauungsrohres, sondern auch wegen der daselbst stattfindenden chemischen Umsetzungen der aufgenommenen Nahrungsstoffe einen nicht unwesentlichen Anteil an der

Wärmebildung im Körper haben würde, und in der Tat ist der Energiewechsel nach Nahrungsaufnahme bei der gewöhnlichen gemischten Kost des ruhenden Menschen rund etwa 15 Proz. größer als beim Hunger (vgl. 280, p. 72).

Es ist zurzeit noch nicht möglich, die Ursachen dieser Steigerung des Energiewechsels bestimmt festzustellen. Allerdings liegt die Annahme am nächsten, daß sie gerade durch die Tätigkeit der Verdauungsorgane zustande kommt. Wie aber die Tätigkeit der Speicheldrüsen nur von einer so kleinen Wärmeentwicklung begleitet ist, daß sie sich mit unseren Mitteln nicht einwandfrei nachweisen läßt, so kann man auch im Magen während daselbst stattfindender Verdauung eine unzweideutige Temperaturerhöhung nicht nachweisen (Rancken und Tigerstedt, 216, 217). Es ist daher nicht unmöglich, daß die betreffende Steigerung des Energiewechsels um 15 Proz., für 24 Stunden berechnet, nur zum Teil von der Tätigkeit der Verdauungsorgane herrührt, zum Teil aber ihre Ursache in der leicht zu konstatierenden Steigerung des subjektiven Wohlbefindens hat, die nach der Nahrungsaufnahme zu einer Zeit erscheint, wo noch gar keine Resorption aus dem Verdauungsrohr hat stattfinden können, und die wohl immer mit einer vermehrten Muskelspannung verbunden ist.

Auch in den sonstigen Organen des Körpers wird ja bei ihrer Tätigkeit Wärme gebildet. Indessen dürfte diese Wärmemenge im großen und ganzen zu gering sein, um in bezug auf die Wärmeökonomie des Gesamtkörpers irgendwelche nachweisbare Rolle zu spielen.

III. Die Faktoren, von welchen die Größe der Wärmebildung im Körper abhängig ist.

Die Größe der Wärmebildung im Körper ist vor allem von folgenden Faktoren abhängig:

1) der Nahrungsaufnahme;
2) der Muskeltätigkeit;
3) der Temperatur des umgebenden Mediums;
4) der Größe und dem Lebensalter des Körpers.

Da das eingehende Studium dieser Faktoren eigentlich zur Physiologie des Stoffwechsels gehört und außerdem die hierhergehörigen Untersuchungen sich größtenteils auf die Säugetiere beziehen und daher eine vergleichend-physiologische Bearbeitung des Gegenstandes zurzeit größtenteils undurchführbar ist, werde ich nur die allerwichtigsten Erfahrungen zusammenstellen; in bezug auf Einzelheiten verweise ich auf die Spezialarbeiten über die Physiologie des Stoffwechsels und der Ernährung.

1) Die Nahrungsaufnahme. Durch zahlreiche Erfahrungen hat es sich herausgestellt, daß die verschiedenen organischen Nahrungsstoffe in wesentlich verschiedener Stärke den Umfang der Verbrennungsvorgänge im Körper beeinflussen, und zwar wird der Stoffwechsel unter sonst ähnlichen Umständen am stärksten durch Eiweiß in die Höhe getrieben. Bei genügend großer Zufuhr tritt die Steigerung durch das Eiweiß immer zum Vorschein, während sie bei Fett

und Kohlehydraten zuweilen erscheint, zuweilen aber so gering ist, daß sie innerhalb der Grenzen der unvermeidlichen Versuchsfehler fällt.

Als Beispiel sei nach Rubner (233, p. 51—65) angeführt, daß bei einer Energiezufuhr, die den Hungerumsatz um 54—61 Proz. überstieg, der Stoffwechsel bei Fett garnicht zunahm, dagegen bei Fleisch eine Steigerung von 12—35 Proz. zeigte. — In einer anderen Versuchsreihe (233, p. 71), wo die Zufuhr den Hungerstoffwechsel um 52—61 Proz. überstieg, betrug die Zunahme im Vergleich mit dem Hungerstoffwechsel bei Fett 0,9, bei Stärke und Rohrzucker 2,9, bei Fleisch 12,4 Proz.

Selbst wenn die Außentemperatur so hoch ist, daß die Erhaltung der Körpertemperatur gar keine Wärmebildung erfordert, zeigt es sich (233, p. 324), daß die Zufuhr von Eiweiß den Stoffwechsel viel mehr beeinflußt als die Zufuhr von N-freien Nahrungsstoffen. Wenn die Zufuhr den Hungerwert um etwas übertraf, war die Zunahme, dem Hunger gegenüber, bei Eiweiß 35,9, bei Fleisch und Fett 24,7 und bei Zucker 7,8 Proz. — Bei einer ungefähr dem Hungerwerte entsprechenden Zufuhr war der Energiewechsel bei Fleisch und Fett um 12,8, bei Fett allein um 9,5, bei Kohlehydraten um 3,7 Proz. erhöht.

Diese Versuche sind sämtlich am Hunde ausgeführt. Aber auch am Menschen lassen sich gleichartige Erscheinungen nachweisen. In dieser Hinsicht sind solche Versuche besonders wertvoll, bei denen die Versuchsperson während der Versuchszeit so ruhig wie möglich gewesen ist, d. h. wo die Muskeltätigkeit auf ein Minimum reduziert worden war.

In seinen hierhergehörigen Versuchen bestimmte Magnus-Levy (165) die Kohlensäureabgabe und den Sauerstoffverbrauch. Aus seinen Bestimmungen geht hervor, daß die Steigerung des Sauerstoffverbrauches bei reichlicher Zufuhr von Fett (210 g Speck) für 8 Stunden im Durchschnitt etwa 6—8 Proz. betrug und bei kleineren Fettmengen ganz unbedeutend war; daß der O-Verbrauch nach 140—160 g Stärke während 10 Stunden um höchstens 8 Proz. in die Höhe gegangen war; daß endlich nach 250 bis 310 g gebratenem Rindfleisch der Sauerstoffverbrauch für 8 Stunden um etwa 16—22 Proz. anstieg.

Desgleichen ergaben Koraens (139) Bestimmungen der Kohlensäureabgabe (über deren Berechnung vgl. 280, p. 68), daß 66 g Fett den Stoffwechsel während 7 Stunden um 3 Proz. erhöhen; daß 160 g Zucker ihn für 3 Stunden um 11 Proz. steigern, sowie daß 104 g Eiweiß für 9 Stunden eine Steigerung von 14 Proz. bewirken.

Der Einfluß der Nahrungsaufnahme auf die Wärmebildung gestaltet sich also sehr verschieden je nach der Art der genossenen Nahrungsstoffe; bei einseitiger und reichlicher Eiweißzufuhr kann sie in hohem Grade in die Höhe getrieben werden.

Um bei der Bestimmung der Wärmebildung bei verschiedenen Tieren untereinander möglichst vergleichbare Zahlen zu erhalten, empfiehlt es sich daher, den Einfluß der Nahrungsaufnahme dadurch auszuschließen, daß die Versuche an nüchternen Individuen ausgeführt werden.

2) Die Muskeltätigkeit. Bei jeder Muskelkontraktion wird Wärme gebildet, und zwar beträgt die gesamte Wärmebildung, soviel bis jetzt bekannt, etwa das 3—4-fache der Arbeitsleistung. Wenn die

arbeitenden Muskeln bei voller Belastung erschlaffen, und die mechanische Arbeit also dem Körper wieder zurückerstattet wird, kommt diese Wärmeentwicklung dem Körper unverkürzt zugute.

Auch läßt es sich bei Vertretern von allen Tierklassen unschwer zeigen, daß sowohl Wärmebildung als Körpertemperatur unter dem Einfluß der Muskeltätigkeit zunehmen. In bezug auf die poikilothermen Tiere werde ich Beispiele davon bei der Besprechung ihrer Körpertemperatur und deren Variationen bringen und hier nur die am Menschen gewonnenen, außerordentlich deutlichen Resultate besprechen. Denn um den Einfluß der Muskeltätigkeit auf die gesamte Wärmebildung im Körper darzutun, genügen diese meines Erachtens vollständig.

Die Wärmebildung bei einem vollständig ruhenden, nüchternen Menschen bei gewöhnlicher Zimmertemperatur beträgt rund etwa 1 Kal. pro Kilogramm Körpergewicht und Stunde, also bei einem mittleren Körpergewicht von 70 kg pro 24 Stunden 1680 Kal. (276, 281, 282). Die Berechnung, in welchem Maße die einzelnen Organe des Körpers zu dieser Wärmebildung beitragen, hat ergeben, daß schon hier wenigstens 1000 kal. durch die Tätigkeit der Skelettmuskeln (mit Ausnahme der Atemmuskeln) zu decken sind, und dabei ist zu bemerken, daß bei dieser Berechnung der Betrag der Wärmebildung bei der Arbeit des Herzens und der Atemmuskeln, bei der Tätigkeit der Leber und der Nieren so hoch wie irgend möglich geschätzt worden ist (279, p. 579).

Beim Hunger ist die Wärmebildung, wenn dem Individuum freie Beweglichkeit gestattet ist, nach Beobachtungen während insgesamt 67 Tagen pro Stunde und Kilogramm Körpergewicht 1,263 kal., also 26 Proz. größer, als bei der vorsätzlichen Muskelruhe (280, p. 62). Da hier keine Nahrungsaufnahme stattgefunden hat, muß diese Zunahme der Wärmebildung ausschließlich auf Rechnung der Muskeltätigkeit gesetzt werden.

Die Körperbewegungen bei den betreffenden Hungerern waren indessen nur geringen Umfanges und repräsentieren daher nur einen verhältnismäßig geringen Betrag demgegenüber, was die Muskeln sonst leisten können.

Durch die Nahrungsaufnahme steigt, wenn sie nicht überreichlich ist, die Wärmebildung um weitere 15 Proz.; von dieser Steigerung ist ein gewisser Teil auf Kosten der Verdauungstätigkeit usw. zu setzen, ein anderer Teil ist dagegen ohne Zweifel dadurch bedingt, daß die Muskeln infolge der Nahrungszufuhr und der damit zusammenhängenden gehobenen Stimmung stärker erregt werden (278, p. 420) — also spielen auch hier die Muskelbewegungen mit.

Die Wärmebildung bei einem erwachsenen, nicht arbeitenden Menschen bei völlig genügender Nahrungszufuhr und gestatteter Beweglichkeit (nur nicht wirklicher Muskelarbeit) beträgt also pro Kilogramm und Stunde $1{,}000 + 0{,}263 + 0{,}150 = 1{,}413$ Kal., d. h. bei einem Körpergewicht von 70 kg und 24 Stunden rund 2400 Kal., und von dieser Wärmebildung rühren wenigstens $(1{,}000 + 0{,}263) \times 70 \times 24 = 1442$ Kal. von der Tätigkeit der Skelettmuskeln und etwa 220 von der Arbeit des Herzens und der Atemmuskeln, also insgesamt 1662 Kal. von der einen oder anderen Art Muskelleistung her.

Wenn nun eine wirkliche, mehr oder weniger starke Arbeit geleistet wird, ist die dadurch bewirkte Steigerung der Wärmebildung

fast ausschließlich aus der Muskeltätigkeit zu erklären. Allerdings erfordert eine solche starke Arbeit eine größere Nahrungszufuhr, und dadurch wird die bei der Verdauung usw. entwickelte Wärme etwas in die Höhe getrieben. Der Betrag dieser Wärmebildung kann aber nur von einem verhältnismäßig geringen Umfange sein, und der allergrößte Teil der bei starken Muskelleistungen erscheinenden Wärmebildung entstammt den Muskeln, in erster Linie den arbeitenden Skelettmuskeln, in zweiter aber auch dem Herzen und den Atemmuskeln, von welchen ja bei jeder körperlichen Arbeit eine Mehrleistung erfordert wird, die wohl im großen und ganzen der Leistung der Skelettmuskeln parallel ansteigt.

Die Versuche über den Anstieg der Wärmebildung bei körperlicher Arbeit können in verschiedener Weise berechnet werden, je nachdem man bezweckt, das Arbeitsäquivalent des Muskels an und für sich, oder den Wirkungsgrad der Muskeln, so wie er sich im täglichen Leben gestaltet, zu bestimmen. Im ersten Falle sucht man alle Bewegungen außer den direkt am Meßapparat einwirkenden bei der Berechnung der Versuche auszuschließen; in dieser Weise sind die oben (p. 21) mitgeteilten Zahlen gewonnen. Im zweiten Falle werden alle bei der betreffenden Arbeit direkt oder indirekt beteiligten Muskelgruppen in Betracht gezogen. Die nach diesem Prinzip ausgeführte Berechnung der Versuche von Benedict und Carpenter (24) hat gezeigt, daß der Wirkungsgrad der Muskelarbeit rund 20 Proz. beträgt. Wenn die Arbeit derart ist, daß sie dem Körper wieder zurückerstattet wird, so steigt daher die Wärmebildung für eine Arbeit von 425 mkg (= 1 Kal.) um 5 Kal. Bei einer Arbeit, die dem Körper nicht zurückerstattet wird, kommen ihm als Wärme für je 425 mkg nur 4 Kal. zugute.

Bei den Versuchen von Atwater, Benedict, Milner und Carpenter wurde eine Arbeit von 83300—406725 mkg (= 196—957 Kal.) täglich geleistet. Diese Arbeit fand an einem stationären Fahrrad statt und wurde dem Körper nicht zurückerstattet. Die gesamte Wärmebildung im Körper betrug — wie selbstverständlich, mit Abzug für die geleistete äußere Arbeit — 3369—6180 Kal. Also war die Wärmebildung hier 2—3,6mal größer als das Minimum von 1680 Kal.

Aus den Ermittelungen über den Stoffwechsel bei frei gewählter Kost und angestrengter körperlicher Arbeit können wir noch schließen, daß die hier durch direkte Versuche gefundenen Zahlen nicht die größten überhaupt möglichen darstellen.

Angesichts dieser mächtigen Einwirkung der Muskeltätigkeit auf die Wärmebildung ist es bei untereinander streng zu vergleichenden Versuchen an verschiedenen Individuen bezw. Tierarten notwendig, soweit möglich die willkürlichen Muskelbewegungen auszuschließen und also den Zustand, der als vorsätzliche Muskelruhe bezeichnet worden ist, tunlichst zu beobachten (Zuntz, 302, p. 26; Johansson, 118, 119).

3) Die Temperatur des umgebenden Mediums. In bezug auf die Art und Weise, wie verschiedene Tiere auf Veränderungen der Temperatur des umgebenden Mediums mit der in ihnen stattfindenden Wärmebildung reagieren, lassen sich die Tiere in zwei große Gruppen teilen. Bei der einen steigt und sinkt die Wärmebildung und die Körpertemperatur mit der Temperatur der Umgebung, bei der anderen bleibt die Körpertemperatur unverändert,

und innerhalb gewisser Grenzen steigt die Wärmebildung bei Abnahme und sinkt bei Zunahme der äußeren Temperatur. Die Tiere der ersten Gruppe werden seit BERGMANN (26, p. 21) poikilotherme (Kaltblüter), die der zweiten Gruppe homoiotherme (Warmblüter) genannt.

Als Beispiel davon, wie bei den poikilothermen Tieren die Wärmebildung mit der Temperatur der Umgebung variiert, sind in folgender Tabelle die an Vertretern verschiedener Klassen dieser Tiere von VERNON (288, 289) ausgeführten Bestimmungen über die Abgabe von Kohlensäure in Milligramm pro Kilogramm und Stunde zusammengestellt.

Temperatur:	2	6	10	12,5	15	17,5	20	22,5	25	27,5	30
Lumbricus terr.	20	21	43	45	46	52	56	65	94	122	228
Helix pomatia	37	53	75	99	116	129	164	176	189	204	188
Periplaneta orient.	89	151	197	218	302	393	466	694	917	1137	1274
Amblystoma	72	85	106	122	129	147	150	201	242	249	313
Molge vulg.	108	126	181	178	172	212	193	224	269	387	462
Anguis frag.	17	28	41	29	51	63	63	116	137	165	198
Bufo vulg.	76	69	131	127	138	132	174	203	292	623	719
Rana tempor.	62	71	80	97	101	110	139	165	196	284	548
Rana escul.	25	50	68	85	100	96	110	134	152	152	186

Die hier zusammengestellten Zahlenangaben stellen Mittelwerte einer größeren oder kleineren Anzahl Beobachtungen dar, welche entweder bei steigender oder bei sinkender Temperatur gemacht wurden. Die individuellen Variationen bei einer und derselben Art sind also hier mehr oder weniger ausgeglichen worden.

Wie ersichtlich finden sich bei den verschiedenen Tierarten, wie übrigens auch bei verschiedenen Individuen einer und derselben Art, große Variationen, und es ist nicht möglich, aus ihnen ein allgemeines Gesetz zu abstrahieren, da bei drei einander so nahe stehenden Arten, wie *Rana temporaria, Rana esculenta* und *Bufo vulgaris*, die Kohlensäureabgabe eine so große Differenz darbietet, wie dies hier der Fall ist.

In Fig. 1 sind diese Resultate graphisch wiedergegeben. Ohne daß sich ein absolutes Gesetz abstrahieren läßt, kann indessen daraus geschlossen werden, daß die Zunahme der durch die Kohlensäureabgabe gemessenen Wärmebildung bei niedrigeren Temperaturen im allgemeinen ziemlich langsam erfolgt, um bei Temperaturen über etwa 20° C sehr schnell stattzufinden.

Als weitere Beispiele seien noch folgende Versuchsreihen am Frosch von H. SCHULZ (250) und an der Eidechse *Cyclodes Gigas* (Körpergewicht im Durchschnitt 374 g) von C. J. MARTIN (168), an *Cyprinus auratus* von JOLYET und REGNARD (124) sowie an Insekten von SLOWZOFF (260) mitgeteilt.

Frosch

No.	Temperatur des Tieres, Mittel	CO_2 pro kg und Stunde, Mittel g
1	1,00	0,0102
2	1,55	0,0145
3	6,40	0,0672
4	15,03	0,0787
5	25,15	0,1603
6	33,37	0,6260

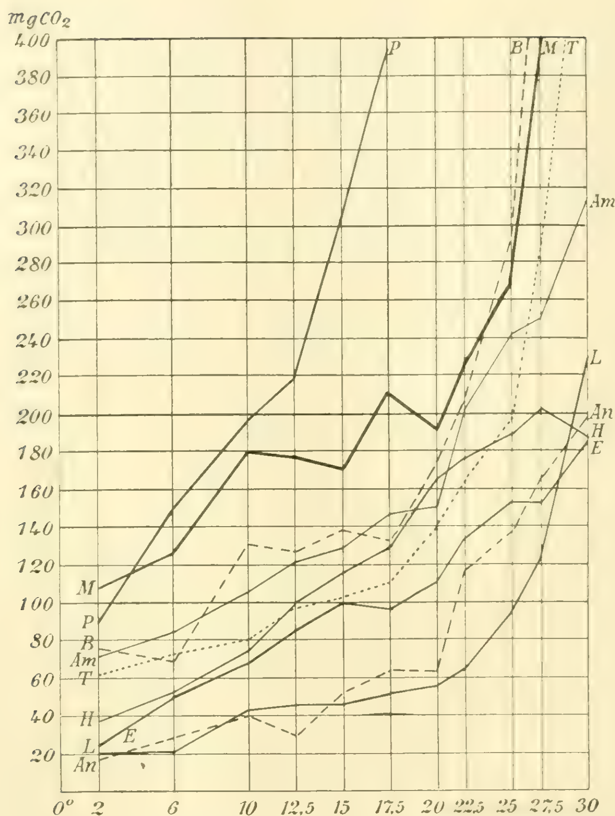


Fig. 1. Die Kohlensäureabgabe bei den von Vernon untersuchten poikilothermen Tieren. *Am* Amblystoma, *An* Anguis, *B* Bufo, *E* Rana esculenta, *H* Helix, *L* Lumbricus, *M* Molge, *P* Periplaneta, *T* Rana temporaria.

Cyclodes Gigas

Temperatur der Umgebung	Temperatur der Tiere	CO_2 pro Stunde und kg g
5,0	5,5	0,0132
9	9,2	0,0423
15	15,2	0,0525
20,5	20,4	0,0548
25	24,5	0,0637
30	29,3	0,0777
35	34,8	0,0971
39	38,5	0,2919

Cyprinus auratus

Temperatur des Wassers	O_2-Verbrauch pro Stunde und kg ccm	$CO_2 : O_2$
2	14,8	0,89
10	37,8	0,96
30	147,8	0,75

Geotrupes stercoralis		Ameisen	
Temperatur der Umgebung	CO_2 pro Stunde und kg g	Temperatur der Umgebung	CO_2 pro Stunde und kg g
0	0,34	0	0,04
10	0,60	10	0,10
12	0,68	20	0,84
15	0,80	24	0,88
16	0,80	27	0,88
18	0,71	34	0,88
24	0,71	44	1,76
27	0,95	48	1,96
44	1,20		
48	1,66		

Anläßlich seiner Bestimmungen der Kohlensäureabgabe bei den oben verzeichneten Tieren bespricht Vernon noch eine Reihe von Einzelheiten, auf welche hier nur verwiesen werden kann. Zu bemerken ist jedenfalls, daß nach der Ausschaltung der Skelettmuskeln durch Kurare die Kohlensäureausscheidung etwa auf die Hälfte der oben angegebenen Zahlen herabgesetzt ist.

Daraus ist die Rolle des nervösen Muskeltonus bei der Verbrennung ohne weiteres ersichtlich. Da nun aber die Verdauungsorgane an sich unmöglich einen so großen Energiewechsel wie den nach der Kurarevergiftung noch zurückgebliebenen decken können, finden wir hier einen neuen Beweis für den schon oben besprochenen Satz, daß auch der vom Nervensystem vollständig getrennte blutdurchströmte Muskel Sitz einer nicht unbedeutenden Wärmebildung ist.

Wenn ein homoiothermes Tier einer so starken Abkühlung ausgesetzt wird, daß es nicht mehr vermag, seine Körpertemperatur etwa auf der normalen Höhe zu erhalten, so steigt und sinkt seine Wärmebildung ganz wie bei den poikilothermen Tieren mit der umgebenden Temperatur. Und ferner, wenn infolge von starker Erwärmung die Körpertemperatur eines homoiothermen Tieres über dessen normale Temperatur ansteigt, so steigt dabei die Wärmebildung an, und das Tier verhält sich also auch hier ganz wie ein poikilothermes Tier.

Belege davon finden wir in den Arbeiten von Sanders-Ezn (238), Zuntz und Röhrig (303), Pflüger (208) und Velten (287) an kuraresierten Kaninchen und an Kaninchen mit hoher Durchschneidung des Rückenmarkes, wie z. B.:

No.	Temperatur im Rectum	O_2-Verbrauch pro kg und Stunde ccm	CO_2-Abgabe pro kg und Stunde ccm	Anmerkungen
I. 1	38,3	581	571	Kurare; Velten (287, p. 397)
2	37,4	557	541	
3	31,4	386	383	
4	26,2	219	202	
5	23,1	181	178	
6	30,4	211	196	
7	36,4	455	437	
II. 1	38,7	423	400	Rückenmark durchschnitten; Pflüger (208, p. 321)
2	41,3	489	486	
III. 1	38,6	677	641	Normales Tier; Pflüger (208, p. 355)
2	40,6	755	728	

Die sub I aufgenommenen Zahlen stellen Mittelwerte aus Versuchen an je 2—9 Tieren dar; die Temperaturvariationen wurden, wie auch in II und III, dadurch hervorgerufen, daß das Tier in ein Bad von bestimmtem Wärmegrad versenkt wurde. Die Dauer des Bades betrug in I meistens 20 Minuten.

Den Zahlen sub II liegen Beobachtungen an je 2 Tieren zugrunde. Die Dauer des einzelnen Versuches betrug 40 Minuten.

Die Zahlen sub III sind Mittelwerte von Versuchen an je 7 Tieren; Dauer der einzelnen Versuche in der Regel 20 Minuten.

Nur wenn die Verhältnisse derart sind, daß die Körpertemperatur des Tieres bei Schwankungen der Außentemperatur einigermaßen konstant bleibt, kommt die für die homoiothermen Tiere charakteristische, im Verlaufe der Stammesentwicklung allmählich erworbene Eigentümlichkeit, durch vermehrte Wärmebildung gegen vermehrte Abkühlung anzukämpfen, zum Vorschein.

Unter den hierhergehörigen zahlreichen Arbeiten, die mit Crawford (1788), Lavoisier (149, 1789) und Spallanzani (1793) beginnen und bis in die neueste Zeit fortgesetzt wurden, werde ich nur einige ganz besonders charakteristische hier erwähnen und verweise in bezug auf die übrigen auf die Zusammenstellungen von Pflüger (208), Voit (293) und Johansson (117).

In den Versuchen von Pflüger wurde das Tier (Kaninchen) in einem Bade abgekühlt oder erwärmt; Versuchsdauer 20 Minuten; dabei gestaltete sich der Gaswechsel folgendermaßen:

No.	Temperatur im Rectum	O_2-Verbrauch pro kg und Stunde ccm	CO_2-Abgabe pro kg und Stunde ccm
1	39,2	829	859
2	39,2	794	691
3	von 39,2 auf 38,3	738	
4	„ 38,3 „ 37,8	763	704
5	„ 37,8 „ 37,3	839	
6	„ 37,3 „ 37,6	888	778
7	„ 37,6 „ 28,6	859	
8	„ 28,6 „ 24,0	608	577
9	„ 24,0 „ 20,0	457	512

In No. 4—7 inklusive tritt uns eine bedeutende Steigerung des Gaswechsels entgegen; das Tier sucht durch eine energische Wärmebildung gegen die Abnahme der Körpertemperatur anzukämpfen. Da dessenungeachtet die Körpertemperatur auf den niedrigen Wert von 28,6 herabsinkt, vermag das Tier nichts mehr zu tun, der Gaswechsel sinkt ab, und das Kaninchen verhält sich jetzt wie ein poikilothermes Tier.

In zahlreichen Versuchen erforschte Rubner (230, 233) die hierbei stattfindenden Vorgänge näher und wies nach, mit welcher merkwürdigen Präzision sich die Wärmebildung unter Umständen den Veränderungen der umgebenden Temperatur anpaßt, wie z. B.:

No.	Außen-temperatur	Kalorien pro kg und Stunde	Anmerkungen
1	13,8	78,7	Hungernder Hund (230, p. 10)
2	14,9	74,7	
3	17,4	69,8	
4	18,0	67,1	

No.	Außen-temperatur	CO_2-Abgabe pro kg und Stunde	Anmerkungen
I. 1	0	2,91	Hungerndes Meerschweinchen (230, p. 13)
2	11	2,15	
3	21	1,77	
4	26	1,54	
5	30	1,32	
6	35	1,27	
7	40	1,45	
II. 1	0	2,99	Gefüttertes Meerschweinchen (230, p. 23)
2	10	2,21	
3	20	1,78	
4	25	1,65	
5	30	1,43	

Weitere hierhergehörige Angaben aus neuerer Zeit finden sich bei Zuntz und Röhrig (303), Colasanti (53), Finkler (86), Herzog Carl Theodor (46), Falloise (74) u. a.

Da, wie oben bemerkt, weder bei kuraresierten Warmblütern noch nach hoher Durchschneidung des Rückenmarkes entsprechende Erscheinungen auftreten, müssen die im Dienste der Wärmeregulation stattfindenden Veränderungen der Wärmebildung auf die Einwirkung des zentralen Nervensystems auf die Skeletmuskeln bezogen werden.

Bei kleinen Tieren, wie Mäusen wenigstens, kommt dies dadurch ganz deutlich zum Ausdruck, daß ihre Körperbewegungen sehr lebhaft werden, sobald die Außentemperatur absinkt. Damit hängt auch die außerordentlich kurze Zeit zusammen, innerhalb welcher eine deutliche Veränderung der Kohlensäureabgabe bei diesen Tieren erscheint, indem z. B. bei einer Veränderung der Außentemperatur von 33,3 auf 17,5° C die erstere innerhalb 1 Minute um 60 Proz. zunahm (Pembrey, 196).

Nach Rubner kommen beim Meerschweinchen wie beim Hunde keine Bewegungen vor, welche von der Wärme oder Kälte ausgelöst würden; indes bemerkt Rubner, daß er an der unteren wie an der oberen Temperaturgrenze gelegentlich Unruhe bemerkt hat (233, p. 135, 139, 214). Demgegenüber bringt aber Richet (224) die gesteigerte Wärmebildung bei niedriger Außentemperatur gerade mit einem von ihm beobachteten Kälteschauer in Zusammenhang.

Um in dieser Hinsicht zu ganz bestimmten Resultaten kommen zu können, müssen wir Versuche am Menschen besitzen, denn nur bei solchen ist es uns möglich, bestimmte Aufschlüsse über etwa stattfindende Veränderungen der vorhandenen Muskelspannung zu gewinnen.

Daß hier nur solche Versuche beweiskräftig sein können, wo das nüchterne Versuchsindividuum die vorsätzliche Muskelruhe beobachtet hat, ist ja selbstverständlich.

Die Versuche von Loewy (157), bei denen die Versuchspersonen

entweder nüchtern waren oder 3—4 Stunden vor dem Versuch ein leichtes Frühstück genossen hatten, ergaben, daß in 20 Fällen der O-Verbrauch bei der Kältewirkung unverändert blieb; in 9 Fällen nahm er ab und in 26 Fällen zu. Auch in den Fällen, wo keine Zunahme der Wärmebildung stattfand, bestand ein mehr oder minder starkes Kältegefühl, und in der Mehrzahl der Fälle sank die Eigentemperatur des Körpers ab.

Unter den 26 Versuchen, wo die Wärmebildung bei der Kälte zunahm, finden sich 13, in welchen Muskelzittern oder Muskelspannungen deutlich zum Ausdruck kamen: gerade in ihnen erreichte die Wärmebildung ihren höchsten Wert. Auch wenn bei den anderen 13 Versuchen keine Muskelspannungen usw. von den Versuchspersonen angegeben wurden, so schließt dies ihr Vorhandensein nicht aus, und in dieser Hinsicht ist es höchst bemerkenswert, daß in allen Fällen, wo von intelligenten und mit ihren Körperfunktionen vertrauten Individuen völlige Muskelschlaffheit angegeben wurde, nie eine Zunahme des Sauerstoffverbrauches zu konstatieren war.

Die Selbstversuche von JOHANSSON (117), wo die Kohlensäureabgabe zuerst, wenn die Versuchsperson gut zugedeckt im warmen Bette lag, und dann, wenn sie bei verschiedener Außentemperatur nackt auf einem Stuhle saß, und endlich, wenn sie wieder im warmen Bette lag, bestimmt wurde, tun dasselbe dar. Die Kohlensäureabgabe in Wärme betrug nämlich 23,2 g pro Stunde, in Kälte bei einer Außentemperatur von 13,7—21,5° C im Durchschnitt 23,0 g. Die Extreme waren für die Wärmeversuche 22,4—23,9 und für die Kälteversuche 20,4—25,7 g.

Etwa dasselbe Resultat geht auch aus mehreren von RUBNER und LEWASCHEW (236) ausgeführten Versuchsreihen hervor.

Wenn die Außentemperatur über eine gewisse Grenze ansteigt, so finden wir selbst bei völlig normalem Warmblüter in der Regel eine, wenn auch im großen und ganzen nur verhältnismäßig geringe, Steigerung der Wärmebildung, wovon RUBNER zahlreiche Beispiele mitgeteilt hat. Vgl. auch FALLOISE (74) und oben p. 35.

Auch beim Menschen hat man die gleiche Erscheinung beobachtet; in mehreren der hierhergehörigen Versuchsreihen dauerte indessen der einzelne Versuch 4—6 Stunden, und es war dabei den Versuchspersonen wohl kaum möglich, während einer so langen Zeit die vollständige Muskelruhe zu bewahren, und es läßt sich ja gut denken, daß die bei einer hohen Außentemperatur auftretenden unangenehmen Sensationen im Verlaufe so langer Versuche allerhand kleinere Muskelbewegungen veranlassen können.

In den Versuchen von IGNATIUS, LUND und WÄRRI (294) wurde versucht, diesen Uebelstand tunlichst zu vermeiden. Die Versuchsdauer betrug 2 Stunden, und die Versuchspersonen lagen vollständig angekleidet im Bette. Durchschnittlich ergaben diese Versuche folgendes:

Reihe I		Reihe II		Reihe III	
Außentemperatur	CO_2-Abgabe pro Stunde, Mittel g	Außentemperatur	CO_2-Abgabe pro Stunde, Mittel g	Außentemperatur	CO_2-Abgabe pro Stunde, Mittel g
17,0—25,8	22,6	15—21	17,8	14,3—23,0	21,8
26,9	17,1	28	16,9	26,1	16,1
27,5—31,7	20,5	29,4	14,8	29,9—31,1	19,2
		31,6	17,8		

Bei einer Außentemperatur von etwa 31—32° C ist also die Wärmebildung beim Menschen etwas niedriger als bei einer Außentemperatur von 15—26°. Das Minimum der Kohlensäureabgabe erschien aber nicht bei der höchsten Temperatur der Umgebung, sondern etwa bei 26—29° C. Es ist möglich, daß hier tatsächlich ein Minimum vorliegt, von welchem aus die Wärmebildung sowohl bei Zunahme wie bei Abnahme der Außentemperatur ansteigt. Die einschlägigen Versuche sind indessen zu wenig zahlreich, um ganz bestimmte Schlußfolgerungen zu gestatten.

Nach FALLOISE (74, p. 780) würde das Minimum etwa bei 20 bis 22° C liegen. Es scheint indessen, daß in diesen nur 15 Minuten dauernden Versuchen die Muskelruhe nicht ganz vollständig gewesen ist.

4) Die Körpergröße und das Lebensalter. Bei verschieden großen Tieren derselben Gattung muß, wie selbstverständlich, unter sonst gleichen Umständen die absolute Größe der Wärmebildung um so größer sein, je größer das Tier ist, denn bei einem größeren Tiere ist ja auch die Organmasse, von welcher die Wärmebildung in erster Linie abhängt, größer.

Auf die Einheit des Körpergewichtes bezogen, ist aber der Stoffwechsel bei großen Tieren geringer als bei kleinen, wie es am deutlichsten aus den Versuchen RUBNERS an hungernden erwachsenen Hunden von verschiedener Körpergröße hervorgeht (227).

Die Ursache dieser Erscheinung suchte C. BERGMANN (26, p. 9) in folgender Weise zu erklären. Je kleiner ein Tier ist, um so größer ist seine Körperoberfläche im Verhältnis zum Volumen und Gewicht des Körpers. Eine Kugel von 2 cm Durchmesser hat eine Oberfläche von 12,56 qcm und ein Volumen von 4,18 ccm; die entsprechenden Größen bei einer Kugel von 4 cm Durchmesser sind 50,24 qcm und 33,49 ccm. Die Oberfläche der kleinen Kugel ist 4 mal kleiner als die der großen, ihr Volumen aber 8 mal kleiner: pro 1 ccm kommt bei der kleinen Kugel 3 qcm, bei der großen 1,5 qcm.

Der Wärmeverlust des Tierkörpers geschieht zum größten Teil — bei den Warmblütern etwa $^4/_5$ — durch die Haut. Unter sonst gleichen Umständen wird also der Wärmeverlust vor allem durch die Größe der Körperoberfläche bedingt sein. Damit ein warmblütiges Tier seine Körpertemperatur unverändert erhalten kann, muß es eine dem Wärmeverlust entsprechende Wärmemenge bilden, und diese wird sich also der Größe der Körperoberfläche etwa proportional verhalten. Also muß die Wärmebildung bei verschieden großen Tieren, auf die Einheit der Körperoberfläche bezogen, gleich groß sein. Daß dies tatsächlich der Fall ist, wurde zuerst von RUBNER nachgewiesen. Bei 7 hungernden erwachsenen Hunden von einem Körpergewicht zwischen 3,1 und 30,4 g betrug nämlich die Wärmebildung pro Quadratmeter Körperoberfläche durchschnittlich 1088 Kal. und die größten Abweichungen nach oben und unten nicht ganz 10 Proz. Dasselbe ergaben auch die umfassenden kalorimetrischen Untersuchungen von RICHET (222).

Die Ursache des vorliegenden Sachverhaltes liegt indessen nicht allein in den Bedingungen der Wärmeregulation, denn auch bei einer so hohen Außentemperatur, daß der Wärmeverlust nunmehr ganz unbedeutend ist, findet der gleiche Unterschied zwischen großen und kleinen Tieren statt. So betrug in Versuchen von RUBNER (230, p. 18, 25) bei einer Außentemperatur von 30° C die Kohlensäureabgabe pro Kilo-

gramm und Stunde bei 4 hungernden Meerschweinchen von 617, 568, 223 und 208 g Körpergewicht bezw. 1,289, 1,129, 1,778 und 1,961 und bei gefütterten Meerschweinchen von 670, 520, 360 und 221 g Körpergewicht bezw. 1,430, 1,788, 2,210, 2,787.

Uebrigens begegnen wir auch bei Kaltblütern, bei denen doch keine Wärmeregulation stattfindet, Erfahrungen darüber, daß die Wärmebildung im Verhältnis zum Körpergewicht größer ist bei kleinen Tieren als bei großen; so z. B. bei Jolyet und Regnard (124):

Tierart	Körpergewicht g	O_2-Verbrauch pro Kilogramm und Stunde ccm	CO_2/O_2
Cyprinus auratus	130	39,2	0,68
" "	111	29,9	0,85
" "	82	36,0	0,67
" "	40	41,0	0,80
" "	33	50,6	0,63
Astacus fluviatilis	31	38	0,86
Gammarus pulex	?	132	0,72

Unter den zahlreichen Beobachtungen von Vernon (vgl. oben p. 33) gehören hierher z. B. folgende Beobachtungen an *Bufo vulgaris*:

Körpergewicht g	2	6	10	12,5	15	17,5	20	22,5	25	27,5	30 ° C
77[1])	77	53	95	86	77	93	115	170	271	590	622
29	76	100	203	210	261	210	293	268	323	656	815

Es muß indessen bemerkt werden, daß bei den Versuchen, welche zur Aufklärung der Abhängigkeit der Wärmebildung von der Körpergröße bei den Kaltblütern dienen könnten, mehrere entweder zeigen, daß bei gleicher Außentemperatur die Wärmebildung pro Kilogramm Körpergewicht bei kleinen und großen Tieren gleich groß ist (Knauthe, 134, p. 492), während sie bei anderen Versuchen wiederum bei den größeren Tieren sogar größer gewesen ist als bei den kleineren (vgl. Jolyet und Regnard, Vernon). Daß der Ernährungszustand und vor allem die Muskelbewegungen hierbei einen großen Einfluß haben ausüben können, ist selbstverständlich. Indessen ist das zurzeit vorliegende Beobachtungsmaterial noch viel zu wenig umfassend, um bestimmte Schlußfolgerungen zu gestatten.

Jedenfalls bestätigen auch die soeben angeführten Versuche, daß die Wärmebildung des ruhenden Körpers nicht allein von den Bedingungen der Wärmeregulation beherrscht wird. Auch bemerkt Rubner (233, p. 175), zunächst in bezug auf die Warmblüter, daß ein Teil der Arbeit unter keinerlei Lebensbedingungen unter eine gewisse Grenze fallen kann, da Atmung, Kreislauf usw. bestimmte Ansprüche stellen, welche sofort wieder auf die frühere Höhe sich einstellen müssen, wenn die Temperaturverhältnisse sinken. Ein Kind, welches pro Kilogramm Körpergewicht und 24 Stunden mit 90 Kal.

1) Mittel von Beobachtungen an 2 Tieren von 76,13 bezw. 78,30 g Körpergewicht.

als Wärmeproduktion ins Leben tritt, würde in die Haut eines Erwachsenen, die ja nur für weit kleinere Wärmemengen normale Verhältnisse der Wärmeabfuhr zeigt, nicht hineinpassen.

Bei aufgehobener chemischer Wärmeregulation tritt das Minimum des Hungerstoffwechsels ein, und dies findet offenbar seine Erklärung in dem Ablaufe einer Reihe notwendiger Lebensfunktionen, kleine Arbeitsleistungen, Herzarbeit, Atmungstätigkeit, die ihrerseits den eigenartigen Verhältnissen jedes Tieres angepaßt sein müssen, da in jedem Momente dieselben wieder im Sinne der chemischen Regulation zur Tätigkeit bereit sein müssen.

Aus einem noch allgemeineren Gesichtspunkte die Frage beleuchtend, ist v. HOESSLIN (107) zu folgender Auffassung gekommen. Wenn für ein Tier die für möglichst große Arbeitsleistung im Kampfe ums Dasein geeignetste Größe einmal gegeben ist, so kann für ein anderes Tier von ähnlicher Lebensweise der Umsatz nicht ohne direkten Schaden für das Tier in einem stärkeren Verhältnis als die dritte Wurzel aus dem Quadrate seines Körpergewichtes (K), d. h. proportional seiner Körperoberfläche wachsen. Ein Sinken des Umsatzes unter dieses Verhältnis würde von einem Sinken der Gesamtarbeitsleistung und damit ebenfalls von einer Schädigung des Tieres im Kampfe ums Dasein notwendig begleitet sein. Wenn bei verschieden großen Tieren die maximale Arbeitsfähigkeit erreicht werden soll, muß also bei diesen Tieren der Umsatz sich verhalten wie die Oberflächen, nur dann kann sowohl die maximale Arbeitsfähigkeit erreicht, wie die anatomische Aehnlichkeit im Bau bewahrt werden.

Aus dem hier Ausgeführten folgt ohne weiteres, daß, unter sonst gleichen Umständen, wachsende Individuen pro Kilogramm Körpergewicht eine größere Wärmebildung haben müssen als erwachsene Individuen derselben Art. Indessen hat man auch beobachtet, daß die pro Quadratmeter Körperoberfläche berechnete Wärmebildung bei wachsenden Individuen größer ist als bei älteren, daß also die verhältnismäßig größere Körperoberfläche bei jenen nicht ausschließlich bestimmend ist. In bezug auf diese Frage, die bisher fast ausschließlich an der Hand von Versuchen am Menschen erörtert worden ist, verweise ich auf p. 279, p. 472, wie auf die Arbeiten von SONDÉN und TIGERSTEDT (271), RUBNER (231, 234, 235), MAGNUS-LEVY und FALK (166), CAMERER (43—45), UFFELMANN (284), SCHERER (243), RICHET (225), CRAMER (58), SCHLOSSMANN (244—246), OPPENHEIMER (192), JAFFA (115), EKHOLM (69), MÜLLER (186), KNIGHT (135) und SMEDLEY (261).

IV. Die Körpertemperatur der poikilothermen Tiere.

Die ersten Mitteilungen über die Körpertemperatur der poikilothermen Tiere datieren vom Jahre 1686, wo OLIGERUS JACOBAEUS (vgl. 269) in seinen Beobachtungen über Frösche und Eidechsen unter anderem bemerkt, daß kein fühlbarer Unterschied zwischen der Temperatur des Tieres und der des umgebenden Wassers wahrgenommen werden kann.

Ihm folgten dann im zweiten Viertel des 18. Jahrhunderts MARTINE (269, Frosch) und RÉAUMUR (12, Insekten), und nach dieser Zeit wurde bis zu unseren Tagen der Körpertemperatur der kaltblütigen Tiere ein reges Interesse zuteil.

Es dauerte indessen lange, bis die Methodik derartiger Messungen soweit entwickelt wurde, daß Bestimmungen von wirklichem Wert ausgeführt werden konnten. Bei größeren Kaltblütern war natürlich, wie bei den Warmblütern, das Quecksilberthermometer ein vorzügliches Instrument, bei kleineren Tieren, wie z. B. den Insekten, war es ganz unmöglich, ohne tiefgehende Verletzungen mittels desselben die Bestimmungen auszuführen, und hier konnte erst die thermoelektrische Temperaturmessung einwandfreie Resultate zeitigen. Diese Methode wurde im Jahre 1831 zum ersten Male von Nobili und Melloni (191, S. 207) zu dem vorliegenden Zwecke, und zwar an Raupen, Puppen und Schmetterlingen, benutzt und ist später bei entsprechenden Untersuchungen immer wieder angewendet worden.

Aber auch unabhängig von den zur Temperaturbestimmung benutzten Methoden und deren Leistungsfähigkeit bietet die Feststellung der Körpertemperatur bei den Kaltblütern vielerlei Schwierigkeiten, deren Bedeutung erst allmählich festgestellt wurde, weshalb auch zahlreiche Versuche früherer Zeit als fast völlig wertlos bezeichnet werden müssen. Erst durch die hierher gehörigen, im Jahre 1835 veröffentlichten Untersuchungen von Berthold (29) wurden diese Fehlerquellen zum größten Teil wenigstens klargestellt und exakte Bestimmungen ermöglicht.

Gerade die für die poikilothermen Tiere in erster Linie charakteristische Eigenschaft — die außerordentlich nahe Abhängigkeit ihrer Körpertemperatur von der Temperatur der Umgebung — bildet hier die wichtigste Fehlerquelle und hat in vielen Fällen zu ganz unrichtigen Resultaten geführt.

Wenn ein Frosch zufälligerweise aus einem wärmeren in ein kälteres Zimmer gebracht wird, dauert es jedenfalls eine gewisse Zeit, bis das Tier sich auf die Temperatur des kälteren Zimmers abgekühlt hat: eine zu früh ausgeführte Temperaturmessung hätte dann ergeben, daß die Temperatur des ruhenden Frosches mehrere Grade höher als die der Umgebung sein kann. Es ist also notwendig, daß das Tier vor der Temperaturmessung genügend lange in dem betreffenden Zimmer und bei der betreffenden Temperatur aufbewahrt wird.

Einen ebenso großen Einfluß übt die Beschaffenheit des umgebenden Mediums auf die Temperatur des Kaltblüters aus.

In trockener Luft kommt zu den übrigen Quellen des Wärmeverlustes noch der Wärmeverlust durch Wasserverdunstung hinzu, welche sich übrigens je nach der Beschaffenheit der Körperoberfläche des Tieres bei verschiedenen Tierarten sehr verschieden gestalten kann. In mit Feuchtigkeit gesättigter Luft fällt diese Quelle des Wärmeverlusts fort. Im Wasser können die Tiere weder durch Verdunstung von der Haut noch durch Strahlung Wärme nach außen abgeben, statt dessen leitet aber das Wasser die Wärme außerordentlich viel besser als die Luft, wie auch feuchte Luft Wärme besser leitet als trockene.

Bei allen Bestimmungen der Körpertemperatur bei den poikilothermen Tieren ist es daher notwendig, nicht allein die Temperatur, sondern auch die sonstige Beschaffenheit des umgebenden Mediums anzugeben; ist das Medium Luft, so muß ihr Feuchtigskeitsgrad notwendig berücksichtigt werden.

Auch ist es von Bedeutung, daß das Tier bei der Temperaturmessung nicht einer stärkeren Wärmestrahlung ausgesetzt wird, denn hier wird es kaum möglich sein, die wahre Temperatur der Umgebung festzustellen.

Es braucht kaum bemerkt zu werden, daß man bei Versuchen an kleinen Tieren diese nicht mit der Hand fassen darf.

Bei den kaltblütigen Tieren gilt in bezug auf die Einwirkung der Muskelarbeit auf die Wärmebildung genau dasselbe wie bei den Warmblütern, nämlich daß diese um so mehr ansteigt, je stärker die Arbeit. Durch diese stärkere Wärmebildung kann bei allen Tieren eine Steigerung der Körpertemperatur hervorgerufen werden. Bei Angaben über die Körpertemperatur der Kaltblüter hat man daher auch Angaben darüber mitzuteilen, ob die Tiere ruhend waren oder sich mehr oder weniger stark bewegten.

Die verhältnismäßig hohe Körpertemperatur der Warmblüter kommt teils dadurch zustande, daß die Wärmebildung bei ihnen verhältnismäßig groß ist, teils auch dadurch, daß sie verschiedene Vorrichtungen besitzen, dank deren die von den einzelnen Gewebselementen gebildete Wärme nur langsam vom Körper abgegeben wird (das subkutane Fettgewebe, die Haare und die Federn). Die Kaltblüter ermangeln entsprechender Vorrichtungen, und deshalb folgt, wie unten näher ausgeführt werden wird, ihre Körpertemperatur im allgemeinen den Schwankungen der Außentemperatur sehr genau. Da sie aber jedenfalls bei ihrer Lebenstätigkeit, auch wenn sie keine eigentlichen Körperbewegungen ausführen, Wärme bilden, so müssen sie, wenn sie in einem engen Raume in großer Zahl anwesend sind, und besonders wenn dieser Raum vor Wärmeverlust gut geschützt ist, wesentliche Temperatursteigerungen bewirken können. Die hierbei erscheinenden hohen Temperaturen dürfen aber keineswegs als Ausdruck der normalen Körpertemperatur der betreffenden Tiere aufgefaßt werden, da doch die normale Temperatur auf das einzelne, freie Individuum und nicht auf den ganzen Haufen unzähliger Individuen bezogen werden muß.

Als Belege seien nach Isserlin (113) folgende Beobachtungen an Fröschen, deren Temperatur im Magen gemessen wurde, mitgeteilt.

In trockener Luft waren die Tiere stets kälter als diese; in Luft mit hohem Feuchtigkeitsgehalt war ihre Temperatur gleich groß oder etwas höher (0,1—0,2° C). In mit Wasser gesättigter Luft zeigten die Frösche fast stets einen Wärmeüberschuß von 0,1—0,3° C. Bei einigen Versuchen, wo ein lebender und ein toter Frosch zu gleicher Zeit in trockener Luft untersucht wurden, kühlten sich beide Tiere ab, der lebende Frosch wies aber ein geringeres Minus als der andere auf.

Im Wasser zeigten die Frösche nach kurzer Zeit dieselbe Temperatur wie das sie umgebende Wasser. Wenn einige Frösche in einem Gefäß mit Wasser genügend lange gehalten wurden, trat eine deutliche Erwärmung des Wassers auf, und zwar nahm diese mit steigender Temperatur, der größeren dabei stattfindenden Wärmebildung entsprechend, zu. Bei 1—2° C konnte überhaupt kein Temperaturanstieg nachgewiesen werden; bei 4—5° war die Temperaturzunahme = 0,1—0,2°, bei 15—25° = 0,5—0,8°, bei 35° = 3,3°. Dabei waren die Tiere „absolut ruhig"; indessen war die Zunahme bei kuraresierten Tieren geringer als bei normalen Fröschen.

Die Feststellung von Normalzahlen für die Körpertemperatur der poikilothermen Tiere bietet also nicht geringe Schwierigkeiten. Da die

früheren Bestimmungen die bei solchen einzuhaltenden Vorsichtsmaßregeln nicht berücksichtigen konnten, werde ich sie hier nicht besprechen, sondern verweise auf die Zusammenstellungen von Gavarret (92), Soetbeer (269) und Bachmetjew (12, 15).

1) Die wirbellosen Tiere. Valentin (285) hatte seinerzeit nachweisen wollen, daß die Temperaturdifferenz zwischen dem Körper und dem umgebenden Wasser bei den im Wasser lebenden Tieren um so größer ist, je höher die Tiere im zoologischen System stehen: die betreffende Differenz beträgt im Durchschnitt bei

Polypen	0,21° C	Mollusken	0,46° C
Medusen	0,27° „	Cephalopoden	0,57° „
Echinodermen	0,40° „	Crustaceen	0,60° „

Indessen können wir keinen vernünftigen Grund herausfinden, weshalb die Tiere einer Klasse eine um einige Hundertstel eines Grades höhere Temperatur als die einer anderen Klasse haben sollten, und es scheint schon deshalb ziemlich sicher zu sein, daß es sich hier um Zufälligkeiten gehandelt hat.

Auch zeigen die Messungen von Simpson (255), daß sich im großen und ganzen kein Unterschied zwischen der Temperatur der von ihm untersuchten Krustaceen und Echinodermen und der des umgebendes Wassers findet, wie aus folgender Tabelle ersichtlich ist.

Tierart	Zahl der untersuchten Individuen	Differenz zwischen der Temperatur des Körpers und des Wassers		
		Max.	Min.	Mittel
Carcinus maenas	59	0,2	0,0	0,034
Cancer pagurus	40	0,3	0,0	0,12
Homarus vulgaris	1	—	—	0,10
Asterias rubens	45	0,2	0,0	0,029
Echinus esculentus	8	0,0	0,0	0,0

Für die 53 Echinodermen erhalten wir eine Differenz der Wassertemperatur gegenüber von 0,025° C, für die 100 Crustaceen eine von 0,069° C — in beiden Fällen ist aber das Minimum gleich Null, und die Mittelwerte sind viel niedriger als die von Valentin veröffentlichten.

Unter allen Wirbellosen sind die Insekten seit Réaumur (1734 bis 1742) Gegenstand der meisten und genauesten Temperaturbestimmungen gewesen. In bezug auf die ältere Literatur verweise ich auf die ausführlichen Zusammenstellungen von Bachmetjew (12—16) und beschränke mich hier auf die in neuerer Zeit von diesem Autor und Isserlin (113) veröffentlichten Untersuchungen.

Nach Isserlin haben die entwickelten Insekten (Diptera, Hymenoptera, Neuroptera, Orthoptera, Lepidoptera) bei Ruhe dieselbe Temperatur wie die umgebende Luft; war ihre Temperatur wegen stattgefundener Bewegung etwas erhöht, so sank sie bei der Ruhe allmählich immer mehr herab und näherte sich immer mehr der umgebenden Temperatur.

Bei Larven und Raupen wurden die Versuche in mit Wasser gesättigter Luft ausgeführt, um die Folgen der Verdunstung an ihrer

freien Körperoberfläche zu vermeiden. In solcher Luft zeigten die Tiere keinen nennenswerten Ueberschuß in bezug auf die Temperatur der Umgebung.

Desgleichen zeigte BACHMETJEW, daß die Temperatur des ruhenden Schmetterlings sich immer mehr der Temperatur des Zimmers annähert und schließt daraus, daß die Insekten im Zustande der Ruhe die Temperatur der sie umgebenden Luft besitzen (12, p. 544). Wenn die umgebende Temperatur steigt oder sinkt, verändert sich die Temperatur des Schmetterlings genau parallel damit, wie z. B. bei *Sphinx ligustri* bei allmählich stattfindender Abkühlung:

Temperatur der Luft:	+ 15,0	+ 0,4	— 0,6	— 1,6	— 4,3	— 6,8	— 7,7	— 13,9	— 15,2	— 14,2	+ 15,8
Temperatur des Schmetterlings:	+ 14,6	+ 2,7	± 0	— 0,3	— 2,3	— 5,5	— 6,7	— 13,8	— 14,9	— 13,8	+ 13,0.

Hier wie überhaupt bei den kaltblütigen Tieren liegt die Erklärung des Sachverhaltes einfach darin, daß die absolute Menge der beim ruhenden Tiere gebildeten Wärme, sowohl bei hoher als bei niedriger Temperatur, so gering ist, daß sie nicht vermag, die Körperwärme in irgendwelchem merkbaren Grade über die Temperatur der umgebenden Luft zu erhöhen.

Bei kräftiger Bewegung steigt aber die Wärmebildung in dem Grade, daß es selbst bei dem einzelnen Individuum unschwer gelingt, die Erhöhung der Körpertemperatur nachzuweisen.

So zeigte der Schmetterling *Vanessa Io* bei kräftiger Bewegung einen Temperaturüberschuß von 1,81 ° C (ISSERLIN).

NEWPORT teilt (189, p. 292) folgende Beobachtungsreihe an *Cerura vinula* mit:

Tag	Zeit	Temperatur-überschuß ° F	Anmerkungen
1	4 Uhr nachm.	0,2	1/2 Stunde nach dem Entpuppen
	4 30 „ „	0,3	Bewegt sich leicht
	5 30 „ „	0,6	Etwas aufgeregt
	6 30 „ „	1,2	Etwas mehr aufgeregt
2	7 30 „ vorm.	1,0	Ruhig während einiger Stunden, bewegt sich jetzt
	7 45 „ „	2,5	Beginnt sich aufzuregen
	8 „ „	3,7	Starke Aufregung
	10 „ „	2,2	War während 2 Stunden ruhig, ist jetzt aufgeregt
	2 15 „ nachm.	1,1	Ruhig während einiger Stunden
	2 20 „ „	5,0	Sehr stark aufgeregt
	2 30 „ „	6,6	Außerordentlich stark aufgeregt, wie beim schnellen Fluge

Noch schöner tritt diese Einwirkung der Muskeltätigkeit aus dem in der Fig. 2 dargestellten Versuch hervor, welcher sich auf den Gang der Temperaturschwankungen beim Schmetterling *Saturnia pyri* ♂ bei 18 ° C Zimmertemperatur bezieht. Die Minima der Kurve fallen mit dem Anfang der Flügelbewegung und die Maxima mit dem Eintreten der Ruhe zusammen. Bei der Flügelbewegung steigt also die Temperatur des Schmetterlings und sinkt, sobald er aufhört seine Flügel zu bewegen. Die maximale Differenz beträgt hier 7,1 ° C (vgl. auch BLANCHARD, 31).

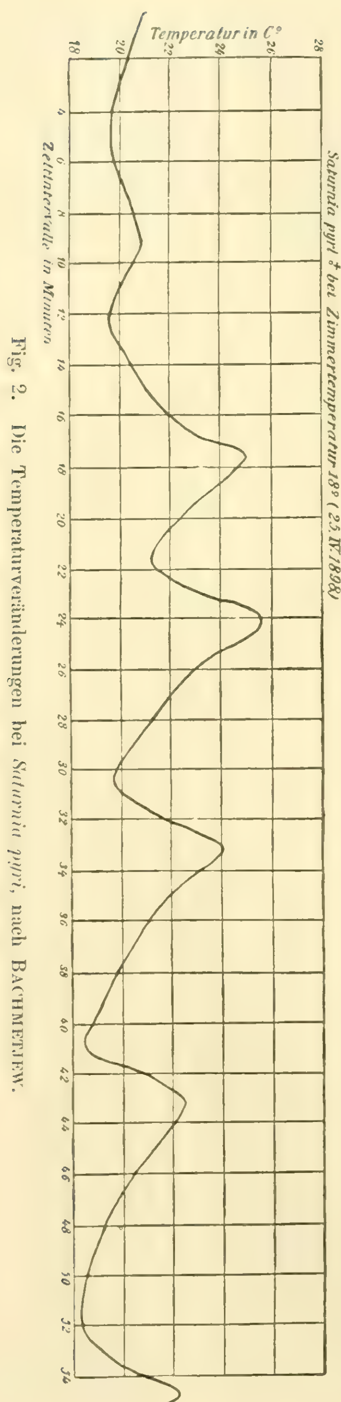


Fig. 2. Die Temperaturveränderungen bei *Saturnia pyri*, nach Bachmetjew.

Wo Insekten in großen Haufen zusammen sind, und besonders wenn sie sich in einem abgeschlossenen Raume befinden und also vor Abkühlung durch die äußere Luft geschützt sind, kann ihre Temperatur, auch wenn Bewegungen größeren Umfanges ziemlich ausgeschlossen sind, sehr hoch ansteigen, wie das vor allem aus den zahlreichen, seit Réaumur ausgeführten Bestimmungen an Bienen hervorgeht.

In bezug auf die früheren hierhergehörigen Angaben bemerkte Koschewnikow (12, p. 533), daß die hohe Temperatur im Innern des Bienenstockes wahrscheinlich durch die Sonnenwärme hervorgerufen worden ist. Um diesem Einwand zu entgehen, werde ich hier, wesentlich nach Bachmetjew, nur solche Angaben zusammenstellen, wo diese Fehlerquelle unzweifelhaft ausgeschlossen gewesen ist.

Réaumur beobachtete im Bienenstock + 10° R bei einer Außentemperatur von — 3° R. Andriaschew fand im Winter die Temperatur im Bienenhaufen gleich + 8 bis + 12° R; in der Peripherie betrug die Temperatur + 6 bis + 10° R. Desgleichen war nach Potechin im Winter die Temperatur im Bienenhaufen + 10 bis + 12° R; bei einer Außentemperatur von — 6 bis — 15° R war die Temperatur im Bienenhaufen —2 bis —3° R. Im Winter beobachtete Ziesielski im Bienenhaufen eine Temperatur von 8 bis 10° R; wenn die Bienen beunruhigt wurden, stieg die Temperatur bis auf + 25,6° R an. Isserlin fand die Temperatur im Bienenstock gleich + 30 bis +32° C bei einer Außentemperatur von + 6° C.

Kulagin bestimmte die Temperatur in Bienenstöcken jeden Tag von Mai 1875 bis März 1877 und bekam dabei folgende Mittelwerte für die einzelnen Monate:

(Siehe Tabelle p. 47.)

Dabei wurde rapides Sinken der Temperatur von 8 Uhr abends und

Monat	t im Bienenhaufen		t im Bienenstock	
	Maximum	Minimum	Maximum	Minimum
Januar	31,5	24	5,5	—2,5
Februar	33	19—24	9	0
März	35	31	9 bis 23	—2 bis +7
April	37	22	35	7
Mai	38	22—34	35	28
Juni	38,5	37	—	—
Juli	38	36	—	—
August	36	30	—	—
September	30	24	26	16
Oktober	28,5	19	16,5	5 bis 10
November	32	21—27	5 bis 10	5 bis —1
Dezember	34	24	4,5	0

sehr oft nachts — gegen 6 Uhr morgens — beobachtet. Die Temperatursteigerung geschah meistenteils gegen Mittag. Die Beobachtungen ergaben auch, daß dem Temperatursinken im Bienenstock die Temperaturabnahme der Luft vorausgeht.

Unter entsprechenden Bedingungen sind auch bei anderen zu größeren Haufen gesammelten Insekten Temperaturen beobachtet worden, die mehr oder weniger die Temperatur der umgebenden Luft übersteigen, wie z. B. in folgenden Fällen. Regnault (12, p. 522) brachte Maikäfer in einen Sack mit freier Luftventilation und fand in diesem die Temperatur um 2° R höher als die der umgebenden Luft; und Girard beobachtete, daß bei einer Lufttemperatur von 12° C die Larven von *Galleria cerella* im Haufen eine Temperatur von etwa + 24 bis + 27° C zeigten (12, p. 528).

2) Die poikilothermen Wirbeltiere.

Ueber die Temperatur der Tiefseefische hat Simpson (255, 256) unter Anwendung des Hg-Thermometers zahlreiche Versuche gemacht, und zwar wurde das Thermometer durch die Kloake bis zu einer Tiefe von 6 engl. Zoll eingeführt. In vielen Fällen wurde auch die Bluttemperatur in der Weise bestimmt, daß die Thermometerkugel in das aus den angeschnittenen Kiemen herausquellende Blut hineingesenkt wurde. Auch wurde ab und zu die Temperatur in den Muskeln in einer Tiefe von 2 engl. Zoll bestimmt. Das Gewicht der Fische betrug 5—25 engl. Pfund.

Die Resultate sind in folgender Tabelle eingetragen:

Fischart	Zahl der Individuen	Differenz ° C zwischen der Temperatur des Fisches und der des Wassers am Meeresboden		
		Minimum	Maximum	Mittel
Gadus morrhua	90	0,2	0,7	0,4
Molva vulgaris	5	0,4	0,6	0,56
Brosmius brosma	1	0,4	0,4	0,4
Gadus virens, erw.	1	0,7	0,7	0,7
„ „ jung	12	0,0	0,1	0,008
Pleuronectes flesus	25	0,0	0,2	0,028
Osmerus eperlanus	1	0,0	0,0	0,0
Clupea harengus	84	0,0	0,2	0,06
Scyllium catulus	2	0,0	0,0	0,0

In bezug auf die in dieser Tabelle enthaltenen Resultate bemerkt Simpson, daß die Tiere während des Fanges im Laufe von etwa 2 Minuten vor der Temperaturmessung heftige Anstrengungen machten, um sich zu befreien, und also ungewöhnlich große Wärmemengen bildeten. Hierdurch erklärt sich die hohe Temperatur bei einigen Fischen, insbesondere bei den größeren.

Auch andere neuere Autoren, wie Regnard (219), Baculo (18) und Isserlin (113), sind zu dem Resultat gekommen, daß die Fische nicht wärmer als das umgebende Wasser sind, obgleich sie, wie Isserlin an Schleien fand, das Wasser, in dem sie gehalten werden, in ganz ähnlicher Weise wie die Frösche erwärmen können.

Frühere Autoren (vgl. Gavarret, 92, p. 125) haben im allgemeinen höhere Zahlen für die Temperatur der Fische angegeben; hier müssen aller Wahrscheinlichkeit nach irgendwelche experimentellen Fehler vorliegen. Dasselbe dürfte ohne jeden Zweifel von den Angaben gesagt werden können, laut welcher die Temperatur bei gewissen im Wasser lebenden Tieren sogar niedriger als die des umgebenden Wassers sein würde, und läßt sich wohl darauf zurückführen, daß die Wassertemperatur im Laufe des Versuches langsam angestiegen ist.

Auch bei den Fischen hat man nachweisen können, daß kräftige Muskelbewegungen die Körpertemperatur erhöhen. So fand John Davy (62) bei einem sehr lebhaften Exemplar von *Thynnus pelamis*, nahe dem Aequator, daß die tiefen Muskeln des Fisches eine Temperatur von 37,2° C bei einer Wassertemperatur von 27,2 hatten. Desgleichen soll der im Mittelmeere lebende *Thynnus vulgaris* eine so hohe Temperatur haben, daß er von den maltesischen Fischern geradezu als ein warmblütiges Tier bezeichnet wird.

Zu dem, was über die Temperatur des Frosches schon oben bemerkt worden ist, ist noch folgendes hinzuzufügen.

Die älteren Temperaturmessungen, welche, soweit sie als einigermaßen zuverlässig betrachtet werden können, von Soetbeer (269) zusammengestellt worden sind, ergeben für den Frosch im Wasser gar keine Temperaturdifferenz, oder er ist einige Zehntelgrad wärmer als das Wasser.

Unter 92 Messungen an normalen Fröschen im Wasser von 11,9 bis 20,9° C beobachtete Feil (75) bei 57 Individuen einen Temperaturüberschuß unter +0,2° C; bei 20 war dieser +0,2 bis 0,6° C usw. Bei den Messungen befanden sich die Tiere in einem flachen, runden Blechgefäß, das 1—2 cm hoch mit Wasser gefüllt war. Im großen und ganzen dürfte auch aus diesen Versuchen geschlossen werden können, daß Frösche im Wasser keinen Temperaturunterschied in bezug auf dieses darbieten.

An Fröschen, die in einer mit Wasserdampf gesättigten Luft von 20,5—21,4° C untersucht wurden, fand Soetbeer bei 28 Bestimmungen in der Kloake eine durchschnittliche Temperaturdifferenz von +0,03° C. Das Minimum betrug —0,7, das Maximum +0,6° C. Die Abkühlung dürfte hier aller Wahrscheinlichkeit nach auf Rechnung der durchströmenden Luft zu setzen sein. Jedenfalls folgt aus diesen Versuchen wiederum, daß in einer mit Wasser gesättigten Luft die Wärmebildung im Körper des Frosches nur eine ganz unbedeutende positive Temperaturdifferenz zu erzeugen vermag.

Wenn die Luft trocken ist, trifft es in der Regel ein, daß der

Frosch wegen der Wasserverdunstung kälter ist als die umgebende Luft, und zwar kann die Differenz in günstigen Fällen mehrere Grade betragen.

Die Temperatur der sowohl im Wasser als auf dem Lande lebenden poikilothermen Tiere verhält sich also je nach den Umständen sehr verschieden. Hierbei spielt, wie selbstverständlich, die Beschaffenheit der Körperoberfläche eine maßgebende Rolle, denn bei Tieren, wo überhaupt keine Verdunstung von der Haut möglich ist, wird sich ja die Sache wesentlich anders gestalten müssen, als bei Tieren, deren Körperoberfläche Sitz einer starken Wasserabgabe ist.

Die Einwirkung der Veränderungen in der Beschaffenheit des äußeren Mediums auf die Temperatur des Frosches treten in den beistehenden Diagrammen (Fig. 3 und 4) von SOETBEER sehr

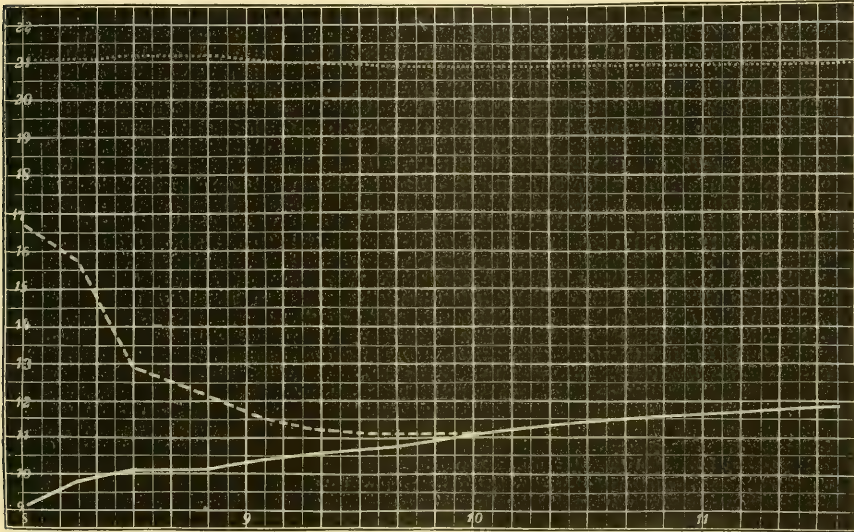


Fig. 3. Die Temperaturveränderungen des Frosches im Wasser, nach SOETBEER. ——— Wassertemperatur, ... Lufttemperatur, ----- Körpertemperatur des Frosches.

deutlich hervor. Aus Fig. 3 ist die Einwirkung der Wassertemperatur auf die Temperatur des Frosches ersichtlich; Fig. 4 stellt die Abhängigkeit der Körpertemperatur von dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft dar.

Bezüglich der Temperaturverhältnisse bei den übrigen poikilothermen Wirbeltieren gibt SOETBEER nach Messungen an *Crocodilus porosus* und *niloticus*,

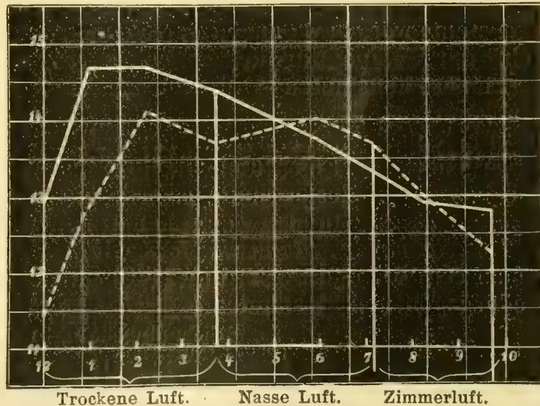


Fig. 4. Die Temperaturveränderungen des Frosches in der Luft, nach SOETBEER ——— Lufttemperatur, ---- Körpertemperatur des Frosches.

Alligator lucius, Python spilotes, Lacerta viridis, Ophiosaurus apus, Tejus teguixin, Kaiman sclerops, Emys europaea und *trijuga, Chrysemys olivacea* und *Dorbignyi, Hydraspis Wagleri, Calagar picta, Chelonia midas* und *Homalochilus striatus* zunächst an, daß nur Messungen im Wasser konstante Resultate ergaben, indem sich die Tiere jedesmal auf die Temperatur des Wassers einstellten. Hier war der Einfluß der Wärmeleitung auf die Körpertemperatur so stark, daß die im Tiere erzeugte Wärme ihm gegenüber verschwand.

Zu dem gleichen Resultat gelangte auch Isserlin bei Temperaturbestimmungen an *Bufo cinereus, Siredon pisciformis, Triton taeniatus, Alligator lucius* und *mississipensis, Testudo graeca, Emys europaea, Clemys trijuga, caspica* und *maurica, Terrapene carinata, Tropidonotus natrix* und *Pseudopus apus.*

Bei den Temperaturbestimmungen an Tieren in der Luft begegnete Soetbeer den oben erwähnten Schwierigkeiten, unter denen die exakte Feststellung der Lufttemperatur nicht die geringste war. Unter peinlichster Beobachtung aller Versuchsmaßregeln konnte Soetbeer indessen feststellen, daß die Reptilien bei dem Aufenthalt außerhalb des Wassers ihre Körpertemperatur allmählich auf die Temperatur der umgebenden Luft einstellen.

Um von den Schwankungen der Lufttemperatur unabhängig zu sein, schloß Soetbeer endlich die Tiere in ein Kalorimeter mit konstanter Temperatur ein und regulierte den Luftzutritt so, daß die Tiere weder im Winde saßen, noch der für kräftige Aeußerung ihrer Lebenstätigkeit nötigen Sauerstoffmenge entbehren mußten. Zu diesen Versuchen benutzte er *Crocodilus porosus* (2250 g), *Python spilotes* (2650 g), *Crocodilus niloticus, Alligator lucius.* Es stellte sich heraus, daß bei sämtlichen Tieren bei einer Temperatur des Apparates von 23° C nach längerem Aufenthalt im Apparate jede Differenz zwischen der Temperatur des Tieres und der Umgebung vollständig verschwand, wenn die Ventilation des Kalorimeters nicht zu stark war und die Luft einen Feuchtigkeitsgehalt von etwa 60—70 Proz. hatte. Wurde wassergesättigte Luft zur Ventilation benutzt, so stieg die Temperatur der Tiere über die der Umgebung; sie sank aber herab, wenn große Luftmengen durch das Kalorimeter hindurchströmten, und zwar um so mehr, je trockener die durchströmende Luft war.

Für den ruhenden Kaltblüter dürfte daher als allgemeine Regel aufgestellt werden können, daß seine Körpertemperatur sich immer mehr der Temperatur des umgebenden Mediums annähert und daß von einer konstanten Differenz zugunsten des Tieres keine Rede sein kann.

Bei einzelnen Vertretern der kaltblütigen Tiere treten indessen bemerkenswerte Eigentümlichkeiten im Wärmehaushalt auf, welche eine besondere Besprechung erfordern.

Bei 7—24 Stunden lang dauernden kalorimetrischen Versuchen an *Lacerta viridis, Rana mugiens, Alligator lucius* und *Uromastix sp.* kamen Krehl und Soetbeer (140) zu den in der folgenden Tabelle wiedergegebenen Resultaten.

(Siehe Tabelle p. 51.)

Da *Lacerta* und *Rana* in der gemäßigten Zone, *Alligator* und *Uromastix* dagegen in den Tropen leben, und da bei den letzteren die höchsten Zahlen für die Wärmebildung wesentlich niedriger sind als die bei den ersten gefundenen, schließen Krehl und

Tier	Gewicht g	A Temperatur	A Kal. pro Stunde und kg	B Temperatur	B Kal. pro Stunde und kg
Lacerta	110	25,3	0,8	37,0	1,5
Rana	600	25,3	0,5	37,0	0,95
Alligator	1380	25,3	0,3	37,0	0,47
Uromastix	1250	25,3	0,26	37,0	0,4

Soetbeer (140, p. 618), daß sich das Protoplasma der Tropentiere der Umgebungstemperatur angepaßt hat und selbst bei den höchsten, für die vitalen Funktionen günstigsten Temperaturen äußerst sparsam arbeitet. Es ist indessen nicht unmöglich, daß hier einfach der Ausdruck des Gesetzes vorliegt, nach welchem der pro Kilogramm Körpergewicht berechnete Energiewechsel bei kleinen Tieren im allgemeinen größer ist, als bei größeren (vgl. oben p. 39).

Die Tatsache, daß die Temperatur der poikilothermen Tiere mit der Temperatur der Umgebung ansteigt, zeigt ohne weiteres, daß diese Tiere durch Wärmezufuhr von außen erwärmt werden. Wie die eingehende Analyse der hierbei stattfindenden Vorgänge ergibt, kann für die auf dem Lande lebenden Tiere die Wärmeaufnahme durch Leitung, angesichts der geringen Wärmekapazität der Luft und der großen spezifischen Wärme des Körpers, keine wesentliche Rolle spielen — wenn man davon absieht, daß von dem in irgendeiner Weise erwärmten Boden doch eine unter Umständen sehr bedeutende Wärmezufuhr erfolgen kann.

Dagegen ist, wie selbstverständlich, der Einfluß der Wärmezufuhr durch Leitung bei den im Wasser lebenden Tieren allein bestimmend.

Bei den auf dem Lande lebenden Tieren kommt vor allem die Erwärmung durch Wärmestrahlung in Betracht; hierbei ist die Beschaffenheit der Körperoberfläche sehr bedeutungsvoll, da die Menge der absorbierten Wärme davon in hohem Grade abhängig ist. Die Bedeutung dieses Faktors stellt sich um so größer dar, wenn wir uns noch daran erinnern, daß die Tiere selber die Beschaffenheit ihrer Körperoberfläche sowohl durch Farbenwechsel als durch Veränderungen der Glätte vielfach variieren und also für die Aufnahme der strahlenden Wärme mehr oder weniger geeignet machen können.

Die Bedeutung dieser Umstände läßt sich, wie Krehl und Soetbeer (140, p. 623) nachgewiesen haben, an *Uromastix* sehr schön demonstrieren. Legt man diese Wüsteneidechse in die Sonne, so erwärmt sie sich über die mittlere Temperatur der umgebenden Luft. Während der Erwärmung färbt sich das vorher grauweiße Tier dunkel, fast schwarz, was natürlich die Wärmeabsorption in hohem Grade befördern muß. Wächst nun seine Temperatur über 41° C, so wird die Haut hell, fast weiß, die Absorption der strahlenden Wärme wird dadurch möglichst beschränkt und das Tier vor Ueberhitzung geschützt. Aus der Sonne in den Schatten an kühlere Orte gebracht, wird das Tier schnell wieder dunkel und bleibt nun stundenlang wesentlich wärmer als die Umgebung und dadurch lebensfrisch, munter und beweglich.

Dies wird noch dadurch gesichert, daß die Haut des *Uromastix* keine Wasserverdunstung gestattet. Und es sollen, nach Krehl und Soetbeer, sogar die Lungen keine Spur von Wasserdampf abgeben. Demgegen-

über erwähnt indessen LANGLOIS, daß das Maul des Tieres bei 39° C feucht wird, sowie daß nach einer Ueberschlagsrechnung die Wasserabgabe aus den Lungen oder den Speicheldrüsen pro Kilogramm und Stunde etwa 3,5—4,5 g betragen würde.

Auch bei der *Lacerta* kommt, nach KREHL und SOETBEER, keine nachweisbare Abgabe von Wasserdampf vor. Desgleichen ist die Wasserverdunstung bei *Testudo tabulata* sehr gering und beträgt ihrem kalorischen Werte nach nur etwa 10 Proz. der gesamten Wärmeabgabe. Nach LANGLOIS gibt die Schildkröte pro Kilogramm und Stunde 2,8 bis 5 g und *Varanus* 8,9—12,0 g Wasserdampf ab.

Dagegen ist bei anderen Kaltblütern, wie *Rana temporaria*, *esculenta* und *mugiens*, *Kaiman sclerops*, *Alligator lucius*, *Crocodilus niloticus*, *Python molurus* die Wasserverdunstung außerordentlich groß, und zwar verteilt sie sich bei verschiedenen Tieren in verschiedener Weise auf die Haut und die Lungen. Selbst die teilweise gepanzerte Haut des Krokodils gestattet eine nicht unerhebliche Abgabe von Wasserdampf (KREHL und SOETBEER, 140, p. 628).

Im Anschluß an ihre hierhergehörige Versuche haben KREHL und SOETBEER berechnet, ein wie großer Wärmeverlust bei einigen der soeben erwähnten Tiere durch Wasserverdunstung stattfindet. Ein Ochsenfrosch von 750 g Gewicht entzog dem Kalorimeter pro Kilogramm und Stunde innerhalb eines Versuchsraumes von 30 l bei einer Ventilation von 544 l pro Stunde bei etwa 70 Proz. Feuchtigkeit und 25,3° C 1,6 Kal., bei 165 l Ventilation gleicher Luft 1,4 Kal., während dasselbe Tier in einer mit Wasserdampf gesättigten Luft nur 0,5 Kal. abgab.

Ein Krokodil verlor in dem Kalorimeter für 1 kg und Stunde bei 632 l Ventilationsluft von etwa 55 Proz. Feuchtigkeit und 25,3° C 0,6 Kal., bei 206 l Ventilationsluft von gleicher Feuchtigkeit und Temperatur 0,5 Kal., bei 173 l Ventilationsluft von derselben Beschaffenheit 0,4 Kal. Bei der gleichen Temperatur in mit Wasserdampf gesättigter Luft betrug bei Wärmeabgabe nur 0,3 Kal.

Diese Tiere können also 200—300 Proz. ihrer gesamten Wärmeabgabe durch Wasserverdunstung abgeben.

Dank dieser schützt sich das Tier vor Ueberhitzung und kann zu gleicher Zeit von der Umgebung strahlende Wärme empfangen. So erhöht sich die Temperatur des Körpers, dessen Leistungen werden intensiver, und das ganze Leben gestaltet sich viel reicher.

Um sich vor Ueberhitzung zu bewahren, benutzen *Uromastix* und *Varanus* nach LANGLOIS (141—143) eine Art verstärkter Atmung. In der Sonne steigt ihre Temperatur innerhalb einer halben Stunde von 17 auf 38° C. Bei 39° nimmt die Atmungsfrequenz plötzlich von 70 bis 80 auf 180—360 pro Minute zu. Das Tier öffnet das Maul, und die Körpertemperatur bleibt, auch wenn sie noch weiter ansteigt, wesentlich niedriger als die Temperatur der Luft.

Diese Polypnoë erscheint indessen nur, wenn das Tier direkt bestrahlt wird, nicht aber, wenn die Temperatur im Dunkeln noch höher (41—42° C) ansteigt. Desgleichen bleibt sie aus, wenn allein der Kopf des Tieres vor der Strahlung geschützt wird; ebenfalls bringt sie ein Tropfen kalten Wassers auf den Kopf zum Verschwinden. Auch erscheint sie nicht mehr bei eintretender Atemnot (vgl. unten p. 67).

Die Polypnoë bleibt ferner aus bei Tieren in schlechtem Nahrungszustande und ist bisher nur bei Wüstentieren nachgewiesen worden.

Beim Chamäleonten, beim Frosch und Krokodil tritt bei hoher Temperatur allerdings eine mehr oder weniger beträchtliche Zunahme der Atmungsfrequenz, indessen keine derartige Steigerung, daß sie als Polypnoë bezeichnet werden könnte, auf (COUVREUR und GAUTIER, 56, 57).

V. Die Körpertemperatur bei den homoiothermen Tieren und ihre Regulierung.

Wenn wir von der konstanten Temperatur eines homoiothermen Tieres sprechen, so verstehen wir damit, daß diese, trotz bedeutender Variationen der umgebenden Temperatur, nur innerhalb enger Grenzen variiert.

Im Jahre 1843 zeigte CHOSSAT (52), daß die Körpertemperatur bei Tauben eine von Tag zu Tag regelmäßig wiederkehrende tägliche Schwankung von durchschnittlich 0,74° C darbot; am Mittag betrug die Temperatur 42,22, um Mitternacht 41.48° C. Diese Schwankung war nicht von der Temperatur der Außenluft oder von den Jahreszeiten abhängig, stand aber in einem gewissen Zusammenhang mit der Atmung, denn deren Frequenz zeigte ganz entsprechende Variationen. Zwei Jahre später berichtete JOHN DAVY (63) über gleichlautende Beobachtungen am Menschen. Diese Angaben wurden im Laufe der Zeit immer wieder bestätigt und an der Hand umfangreicher Beobachtungen näher analysiert, so daß ihr Vorhandensein schon längst außer jedem Zweifel steht.

Unter solchen Umständen ist es von vornherein selbstverständlich, daß die mittlere Temperatur eines Tieres nur aus konsequent durchgeführten, genügend zahlreichen Messungen zu den verschiedenen Stunden des Tages und der Nacht hergeleitet werden kann.

Nur bei wenigen homoiothermen Tieren liegen indessen solche ausführliche Temperaturmessungen vor, und bei den meisten Arten handelt es sich um wenige, gelegentlich gemachte Bestimmungen, welche nur in beschränktem Maße zur Aufklärung der Temperaturverhältnisse bei den betreffenden Tieren beitragen können. Ich werde daher vor allem diejenigen Versuchsreihen berücksichtigen, wo die Temperatur auch mit Rücksicht auf ihre stündlichen Variationen bestimmt worden ist.

Als eine allgemeine Bemerkung muß hier noch eingeschaltet werden, daß sich die homoiothermen Tiere in ihrem Embryonalstadium, soviel man die Frage hat experimentell verfolgen können, als Kaltblüter verhalten, wie PEMBREY im Verein mit GORDON und WARREN (200) am bebrüteten Hühnerei nachwies. Bis zum Ende der 3. Woche reagiert nämlich das Küchlein im Ei auf Variationen der Außentemperatur in ganz derselben Weise wie die poikilothermen Tiere, d. h. die Intensität der Kohlensäurebildung steigt und fällt mit der Außentemperatur.

Auch neugeborene Tiere verhalten sich in bezug auf ihren Wärmehaushalt wesentlich verschieden: während das ausgetragene kräftige Küchlein ohne Schwierigkeit seine Körpertemperatur konstant zu erhalten vermag, ist dies z. B. mit der neugeborenen Taube nicht der Fall. Bei Erniedrigung der Außentemperatur werden ihre Bewegungen

zwar im Anfange lebhafter, sie werden aber bald schwach und von geringer Wirkung.

Unter den Säugetieren zeigen diejenigen neugeborenen Tiere, welche, wie der Hund, die Katze und das Kaninchen, blind und hilflos geboren werden, eine bedeutende Abnahme ihrer Körpertemperatur, wenn sie von der Mutter fortgenommen werden (Edwards, 68, p. 132). Daß auch hier eine unzureichende Wärmebildung vorliegt, konstatierte Pembrey (197) an neugeborenen Mäusen und Ratten, deren Gaswechsel bei Veränderungen der Körpertemperatur sich ganz wie der der poikilothermen Tieren verändert; um nicht abgekühlt zu werden, haben sie also die Erwärmung durch den mütterlichen Körper unbedingt nötig.

Die betreffenden Tiere gewinnen im allgemeinen etwa 10 bis 15 Tage nach der Geburt ein genügendes Vermögen der Wärmeregulierung.

Andere Säugetiere, wie das Meerschweinchen, besitzen von der Geburt an das Vermögen, durch vermehrte Wärmebildung gegen eine eventuelle Abkühlung zu reagieren, und können also ihre Körpertemperatur selbständig bewahren, ohne von der Mutter erwärmt zu werden.

Ueber das neugeborene Kind vgl. 279, p. 605.

A. Die Vögel.

Simpson und Galbraith (257) untersuchten die Tagesschwankungen der Körpertemperatur bei mehreren Eulen, 4 Hühnervögeln, 2 Enten, 2 Tauben, 2 Möwen, 2 Drosseln, 4 Staren, 2 Dohlen und 3 Habichten. Die Messungen dauerten etwa eine Woche lang und wurden ohne Unterbrechung jede 3. Stunde ausgeführt. Die aus diesen Beobachtungen hervorgegangenen Mittelzahlen für die einzelnen Arten sind in folgender Tabelle zusammengestellt.

No.	Art	Mittlere Temperatur	Mittleres Maximum	Mittleres Minimum	Umfang der Tagesschwankung
1	Domestic fowl	41,44	41,91	40,85	1,06
2	Bantam cock	41,48	41,98	40,81	1,17
3	Ente	41,52	41,94	40,99	0,95
4	Taube	41,10	41,73	40,29	1,44
5	Möwe	40,66	41,52	39,85	1,67
6	Dohle	41,87	42,58	40,94	1,64
7	Habicht	41,43	42,09	40,27	1,82
8	Drossel	41,00	42,54	38,53	4,01
9	Star	41,61	42,95	39,58	3,37
10	Eule	40,22	40,73	39,79	0,94

Die mittlere Temperatur der hier aufgenommenen Vögel beträgt also 40—42° C, oder wenn die Eulen ausgeschlossen werden, etwa 41—42° C.

Die Größe der Tagesschwankung der Körpertemperatur beträgt in einigen Fällen (No. 1—3 und 10) etwa 1° C, erreicht aber bei den übrigen wesentlich höhere Zahlen. Die mittleren Maxima (3,37 bezw. 4,01) wurden bei dem Star und der Drossel — also bei ver-

hältnismäßig kleinen Vögeln — beobachtet (vgl. Fig. 5, wo die Beobachtungen an einem Staar eingetragen sind).

Bei allen Tagesvögeln ist der allgemeine Verlauf der Kurve der 24-stündigen Schwankungen ganz derselbe: das Maximum der Temperatur erscheint bald nach 12 Uhr mittags und das Minimum frühmorgens.

Einen ganz umgekehrten Verlauf bieten die 24-stündigen Temperaturvariationen bei den Nachtvögeln dar: das Maximum trifft zwischen 1 und 4 Uhr früh, das Minimum zwischen 9 Uhr vormittags und 7 Uhr nachmittags ein (vgl. Fig. 6).

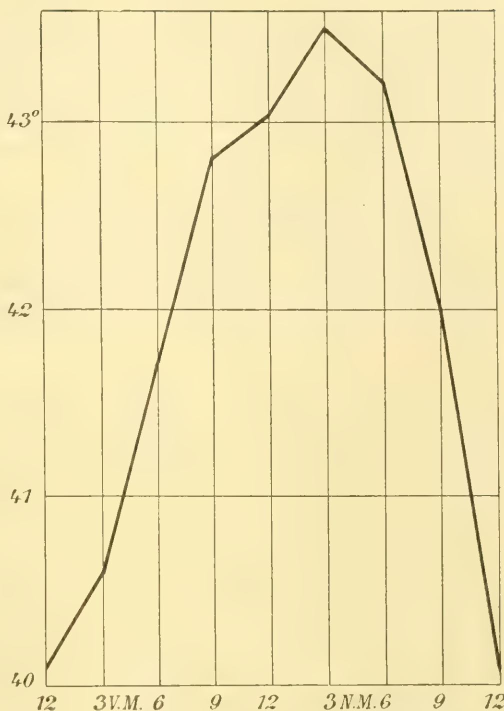


Fig. 5. Die Tagesvariationen der Körpertemperatur bei einem Star, nach SIMPSON und GALBRAITH.

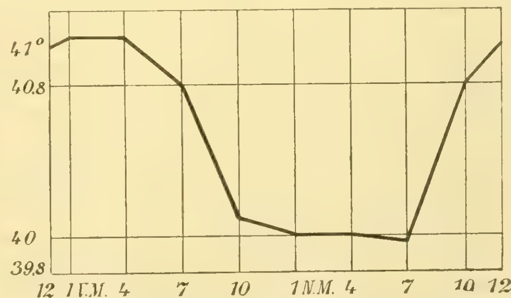


Fig. 6. Die Tagesvariationen der Körpertemperatur bei einer Eule, nach SIMPSON und GALBRAITH.

Bei den Arten, wo das Geschlecht bestimmt wurde, war die mittlere Temperatur bei dem Weibchen etwas höher als beim Männchen. Dasselbe fand auch MARTINS (169), und zwar war die mittlere Temperatur bei Enten durchschnittlich 0,349° C höher als bei Enterichen. Nach RICHET (225) übt dagegen das Geschlecht keinen Einfluß auf die Körpertemperatur aus.

Mit den Resultaten von SIMPSON und GALBRAITH stimmen die übrigen Temperaturmessungen bei den Vögeln im großen und ganzen überein. Bei der Ente fand MARTINS (110 Beobachtungen) eine mittlere Temperatur von 42,09° C, und bei der Gans (97 Beobachtungen) eine von 41,3° C. FÉRÉ (76) maß bei Hühnern die Temperatur in der Kloake; sie lag fast stets über 41° C und konnte 42°, nach Laufen 42,5° erreichen. Im Schlafe sank die Temperatur ab, ebenso nach langer Ruhe, z. B. beim Brüten. Im letzteren Falle konnte das Sinken 1—2° C betragen. Der Hahn soll eine etwas (0,5° C) höhere Temperatur als die Henne haben. CHOSSAT fand die Körpertemperatur der Taube im Durchschnitt von 600 Beobachtungen =

41,9° C; bei den an demselben Tier ausgeführten Versuchen von CORIN und VAN BENEDEN (55), wo die Temperatur jede Stunde bestimmt wurde, betrug das Minimum durchschnittlich 41,06° C (um 4 Uhr morgens) und das Maximum 43,20° C (um 4 Uhr nachmittags); Variationsbreite 2,14° C. Die Exstirpation des Großhirns übte keinen Einfluß auf die absolute Größe und die Tagesschwankungen der Körpertemperatur aus.

Kürzere Beobachtungsreihen bezw. vereinzelte Bestimmungen haben ganz ähnliche Resultate gegeben, und wir können daher sagen, daß die mittlere Temperatur der Vögel im allgemeinen etwa 41 bis 42° C beträgt, obgleich auch Temperaturen unter 40° und über 43° beobachtet worden sind (vgl. RICHET, 225, p. 86).

B. Die Säugetiere.

Bei den niedersten Säugetieren, den Monotremen, ist die Körpertemperatur und die Wärmeregulation von MIKLUCHO-MACLAY, v. LINDENFELD, SEMON, SUTHERLAND und C. J. MARTIN untersucht worden.

Bei einem von dem ersteren (182) untersuchten Exemplar von *Echidna hystrix* war die Temperatur in der Kloake 28,3 und in der Bauchhöhle 30,0; bei einem anderen Exemplar betrug die Temperatur in der Bauchhöhle 26,9° bei einer Lufttemperatur von 20,0° C. Die Temperatur eines *Ornithorhynchus* war in der Bauchhöhle und in der Kloake 25,2° C bei einer Lufttemperatur von 23° C (183).

Nach v. LINDENFELD (156) steigt die Temperatur des Weibchens von *Echidna* nach der Eiablage um 2° C. Die Temperatur des Beutels war viel höher als die der übrigen Organe und betrug etwa 35° C.

An frisch gefangenen *Echidna*, die durch Schläge auf den Rücken betäubt waren und meistens bald danach starben, beobachtete SEMON (252) die in folgender Tabelle zusammengestellten Temperaturen.

	Temperatur ° C in			Anmerkungen
	Kloake	Bauchhöhle	Luft	
Ausgewachsenes Weibchen	26,5	29,0	21,5	
„ „	29,5	31,5	22,0	
„ Männchen	30,5	—	18,0	
„ Weibchen	31,5	—	18,0	
Beuteljunges	31,0	—	24,0	nicht betäubt
„	34,2	—	22,5	„
Einjähriges Weibchen	34,0	36,0	31,5	

Die Messungen wurden in der Fortpflanzungszeit der Tiere gemacht.

Eingehendere Angaben sind von C. J. MARTIN (168) mitgeteilt, der außerdem noch die Kohlensäureabgabe der Tiere bei verschiedener Außentemperatur bestimmt hat. Die Messungen fanden an einem *Ornithorhynchus* (Körpergewicht 0,693 kg) und an 3 *Echidna* (Körpergewicht bezw. 3,12, 1,67 und 2,30 kg) statt. Die Resultate der Temperaturbestimmungen sind in der folgenden Tabelle eingetragen.

Außentemperatur	Temperatur des Tieres			
	Ornithorhynchus	*Echidna*		
		1	2	3
4—8	31,8	25,5	27,6	29,1
10	32,0	27,3	30,0	—
15	—	—	—	29,9
20	32,6	28,6	31,4	30,4
22—25	—	—	—	31,6
30—32	33,6	30,9	33,4	33,0
35	35,3	34,8	—	37,1
37—40	—	—	40,0	—

Bei 20 ° C Lufttemperatur beträgt die Körpertemperatur bei diesen Tieren durchschnittlich nur 30,8 ° C.

Wenn die Außentemperatur von 4 bis auf 35 ° ansteigt, ist die mittlere Variationsbreite der Körpertemperatur etwa 8 ° C.

Die Bestimmungen der Kohlensäureabgabe bei diesen Tieren ergaben folgendes:

Außentemperatur	CO_2 g pro Stunde			
	Ornithorhynchus	*Echidna*		
		1	2	3
4—8	1,09	2,46	1,71	2,37
10	0,72	2,00	1,47	—
15	—	—	—	1,72
20	0,41	1,31	0,89	1,29
22—25	—	—	—	0,96
30—32	0,34	0,60	0,34	0,72
35	0,38	0,81	—	0,87
37—40	—	—	0,36	—

Bis zu einer Außentemperatur von etwa 30 ° C sinkt also die Kohlensäureabgabe bei diesen Tieren. Hinsichtlich der Wärmebildung bei verschiedener Außentemperatur verhalten sie sich im großen und ganzen wie die anderen homoiothermen Tiere. Indessen ist ihr Wärmeregulierungsvermögen verhältnismäßig wenig entwickelt, wie ohne weiteres daraus hervorgeht, daß ihre Körpertemperatur in einem nicht unerheblichen Grade von der Außentemperatur beeinflußt wird. Auch bemerkt Martin, daß bei der *Echidna* sowohl die Schweißsekretion wie die im Dienste der Wärmeregulation erfolgenden Gefäßveränderungen fehlen; bei höherer Innentemperatur tritt keine Polypnoë auf. Diesem Tiere ist es daher nicht möglich, sich einer Außentemperatur von etwa 35—37 ° C anzupassen und der Tod tritt bald wegen Ueberhitzung ein.

In bezug auf die Wärmeregulation scheint schon der *Ornithorhynchus* etwas besser ausgerüstet zu sein, denn obgleich auch bei ihm keine Wärmepolypnoë vorkommt, mangelt ihm doch das Schwitzvermögen nicht vollständig.

Trotz diesen Unvollkommenheiten wäre es aber ganz unrichtig, mit einigen früheren Autoren die Monotremen als fast kaltblütige Tiere zu bezeichnen, denn sie besitzen, wie aus dem hier Angeführten hervorgeht, wärmeregulierende Mechanismen, welche indessen weniger entwickelt sind als bei anderen homoiothermen Tieren.

Auf einer wesentlich höheren Stufe stehen die Marsupialia, über deren Temperatur Martin nähere Aufschlüsse gegeben hat (vgl. die folgende Tabelle).

Außen-temperatur	Temperatur des Tieres		
	Dasyurus	*Bettongia*	*Trichosurus*
4—8	37,1	36,2	36,1
10	37,0	—	36,5
20	36,6	—	36,2
22—25	—	36,0	—
30—32	38,0	36,2	36,6
35	40,0	—	37,8
37—40	—	38,6	—

Die mittlere Temperatur beträgt hier bei 20° Außentemperatur 36,3° C. Die Variationsbreite der Körpertemperatur, wenn die Außentemperatur von 4 auf 35° C ansteigt, ist etwa 3° C.

Ueber die Kohlensäureabgabe bei Schwankungen der äußeren Temperatur gibt folgende Tabelle Aufschluß.

Außen-temperatur	CO_2 g pro Stunde		
	Dasyurus	*Bettongia*	*Trichosurus*
4—8	1,05	1,71	1,57
10	0,69	1,17	1,10
20	0,39	—	0,69
22—25	—	0,63	—
30—32	0,26	0,56	0,54
35	0,48	—	0,68
37—40	—	0,95	—

Das Körpergewicht betrug bei *Dasyurus* 0,65, bei *Bettongia* 1,63 und bei *Trichosurus* 2,16 kg.

Auch hier sinkt die Kohlensäureabgabe bei Zunahme der Außentemperatur bis etwa 30° und steigt bei noch höherer Temperatur wieder an. Die Wärmeregulierung erfolgt bei den Marsupialia indessen wesentlich sicherer als bei den Monotremen, wie vor allem aus der geringeren Abhängigkeit ihrer Körpertemperatur von der Außentemperatur hervorgeht. Auch ist bei ihnen das Schwitzvermögen schon gut entwickelt.

Bei den übrigen Säugetieren ist das Vermögen der Wärmeregulation vollständig ausgebildet und im großen und ganzen findet die Wärmeregulation bei allen nach denselben Gesetzen statt, obgleich in Einzelheiten verschiedene Abweichungen vorkommen, worüber Näheres unten.

Ich stelle in erster Linie diejenigen Angaben zusammen, welche sich auf größere Beobachtungsreihen stützen, womöglich unter Beachtung der im Laufe von 24 Stunden vorkommenden Schwankungen.

Kaninchen. An 3 Kaninchen bestimmten Simpson und Galbraith (257, p. 236) jede 3. Stunde die Körpertemperatur. Im Durchschnitt beträgt das Maximum 39,97, das Minimum 39,15 und das Mittel 39,55° C; Variationsbreite für 24 Stunden 0,82° C.

RICHET (225, p. 88) hat aus 232 Beobachtungen als Mitteltemperatur des Kaninchens ebenfalls 39,55° C berechnet; Maximum 40,8, Minimum 38,3° C.

Meerschweinchen. In EYRES (71) Versuchen wurde die Temperatur um 9 Uhr vorm. und 6 Uhr nachm. an 10 Tieren gemessen. Die Morgentemperatur betrug durchschnittlich 38,58 (39,00 bis 36,00), die Abendtemperatur 38,66 (39,20—37,80)° C. Die größte Tagesdifferenz bei einem und demselben Tiere war 1,8° C und die größte Differenz im Laufe von 8 Tagen 3,0° C. Im Durchschnitt aller Versuche betrug die Differenz zwischen Maximum und Minimum 0,96° C.

SIMPSON und GALBRAITH (257) geben als Mittel für 2 Meerschweinchen 38,53° C an; Maximum 39,01, Minimum 38,08; Variationsbreite 0,93° C.

Aus 119 Beobachtungen hat RICHET (225, p. 89) als Mittel für die Temperatur des Meerschweinchens 39,2° C berechnet; Maximum 40,5, Minimum 37,8° C.

Ziege. DAMANT (60) bestimmte die Rectaltemperatur an 17 Tieren um 10—11 Uhr vorm. und 5—6 Uhr nachm. Im Durchschnitt aller Beobachtungen war die Morgentemperatur 39,75 (40,75—38,25), die Abendtemperatur 40,00 (40,75—38,75).

Weiße Ratte. Nach MACLEOD (164) ist die Rectaltemperatur bei diesem Tiere durchschnittlich 37,9 (37,5—38,6)° C.

Pferd. WOODHEAD (300) bestimmte im Laufe einer längeren Zeit die Körpertemperatur wenigstens 2 mal täglich. Wenn die Pferde im Stalle standen, war die Temperatur um 9—10 Uhr vorm. und 5 bis 6 Uhr nachm. in der Regel gleich; bei freier Bewegung der Tiere war letztere aber etwa 0,1—0,3° C höher.

Als Mittel von Beobachtungen an 20 ruhenden Pferden findet WOODHEAD eine Körpertemperatur von 37,57° C; die Grenzwerte der individuellen Mittel sind 37,78 bezw. 37,42° C. Das Mittel der Maxima war 37,77 (38,05 bis 37,5) und der Minima 37,42 (37,78 bis 37,33)° C.

RICHET hat aus 328 Beobachtungen als Durchschnittszahl für die Temperatur des Pferdes 37,71° C gefunden.

Schaf. Nach RAILLIET (zit. RICHET) beträgt die mittlere Temperatur des Schafes 39,52, nach METSCHNIKOFF um 10 Uhr vorm. 39,68 (40,1—39,3) und um 6 Uhr nachm. 39,9 (40,5—39,2).

Kamel. Am Kamel maß CLELAND (52a) die Rectaltemperatur um 7 Uhr morgens und 6 Uhr abends. Im Durchschnitt für 5 Tiere betrug sie 34,95 bezw. 37,85; die Tagesschwankung war also hier im Mittel 2,9° C, konnte aber auf 4,4° steigen.

Hund. Im Durchschnitt von 176 Beobachtungen beträgt die Körpertemperatur des Hundes 39,28° C; Maximum 40,6, Minimum 38,0° C (RICHET, 225, p. 87). Im Mittel von 244 Bestimmungen fanden DUJARDIN-BEAUMETZ und AUDIGÉ (225, p. 87) die Temperatur des Hundes gleich 39,0, Maximum 40,5, Minimum 37,9° C.

Wenn zu diesen noch einige andere hinzugefügt werden, so erhalten wir als Durchschnitt von 700 Bestimmungen 39,2° C.

SIMPSON und GALBRAITH (257) fanden bei einem Hund nach Beobachtungen jede 3. Stunde die mittlere Temperatur gleich 38,31, Maximum 38,84, Minimum 37,91° C.

Die Temperaturmessungen bei den bis jetzt besprochenen Säugetieren haben also im Durchschnitt ergeben:

Kaninchen	39,6
Meerschweinchen	38,6
Ziege	39,8
Weiße Ratte	37,9
Pferd	37,6
Kamel	36,4
Schaf	39,5
Hund	39,2

Wie ersichtlich, beträgt die mittlere Temperatur bei diesen Tieren, mit Ausnahme des Pferdes, des Kamels und der weißen Ratte, etwa 39° C. Etwa derselben Größe sind auch die meisten übrigen Angaben über die Temperatur der Säugetiere (vgl. RICHET, 225, p. 89. 90).

Eine besondere Besprechung erfordern die Temperaturverhältnisse bei den Primaten.

Affe. Als Mittel von 25 Bestimmungen der Körpertemperatur beim Affen gibt RICHET (225, p. 90) 38,3° C an; Maximum 39,0, Minimum 38,1° C.

Nähere Aufschlüsse haben SIMPSON und GALBRAITH sowie EYRE und KENNEDY gegeben.

Erstere (258) machten ihre Versuche an *Macacus rhoesus* und *sinicus*, teils um 5—6 Uhr nachm., 9—10 Uhr vorm. und 2—3 Uhr nachm., teils in bestimmten Zwischenzeiten im Laufe von 24 Stunden. Um den Tagesschwankungen der Körpertemperatur möglichst genau folgen zu können, wurde an einem besonders ruhigen Tier während 8 nacheinander folgender Tage die Temperatur in kurzen Intervallen gemessen.

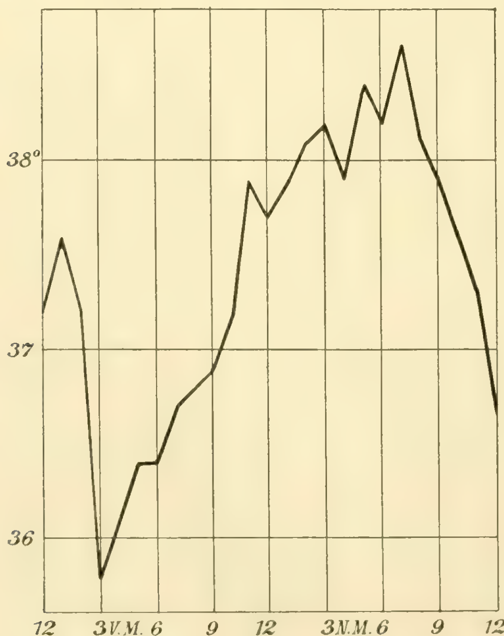


Fig. 7. Die Tagesvariationen der Körpertemperatur bei einem Affen (*Macacus rhoesus*), nach SIMPSON und GALBRAITH.

Als wichtigstes Resultat dieser Messungen geht hervor, daß die mittlere Temperatur in der Axilla durchschnittlich 0,15° C höher ist als die im Rectum; daß bei 31 von den Autoren untersuchten Affen die Rectaltemperatur im Durchschnitt 38,5° C betrug, Maximum 39,4, Minimum 35,8° C; sowie daß die Variationsbreite bei den Versuchen, wo die Tagesschwankungen genauer verfolgt wurden, 2,1—3,8° C betrug. In Fig. 7 sind die am Tiere No. XXX während des 1. und 2. Juni beobachteten Temperaturschwankungen graphisch wiedergegeben.

Die Versuche von Eyre und Kennedy (72) beziehen sich auf 40 Individuen von *Macacus rhoesus*. Die Temperaturmessungen fanden um 7—8 Uhr vorm. und 5—6 Uhr nachm. im Rectum statt. Das Mittel der Morgentemperatur war 38,22 (40,0—36,4); das Mittel der Abendtemperatur war 38,62 (39,9—37,9); das Tagesmittel betrug 38,42° C und stimmt also fast genau mit dem von Simpson und Galbraith gefundenen überein.

Die Körpertemperatur des Menschen und ihre Variationen sind Gegenstand sehr zahlreicher Untersuchungen gewesen. Da indessen eine nähere Darstellung der hierbei gewonnenen Resultate einen für ein Handbuch der vergleichenden Physiologie verhältnismäßig viel zu großen Raum beanspruchen würde, werde ich nur die Hauptresultate in aller Kürze mitteilen und verweise betreffend Einzelheiten auf 279, p. 557.

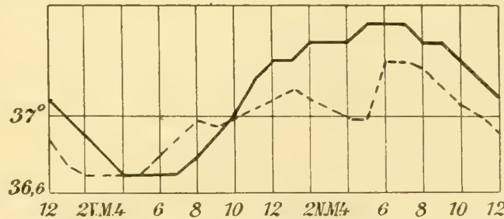


Fig. 8. Die Tagesvariationen der Körpertemperatur beim Menschen, nach Jürgensen. Bettruhe. ——— bei gewöhnlicher Kost, - - - - beim Hunger.

Die Körpertemperatur des Menschen wird gewöhnlich in der Achselhöhle, der Mundhöhle oder dem Rectum gemessen. Zwischen Axilla und Mundhöhle findet sich nur eine ganz geringfügige Differenz; zwischen Axilla und Rectum kann der Unterschied auf etwa 0,4—0,5° C zugunsten des letzteren geschätzt werden. Die mittlere Tagestemperatur des gesunden Menschen (im Rectum) wird im allgemeinen zu 37,2—37,5° C angegeben. Unter den homoiothermen Tieren hat also der Mensch eine der niedrigsten Körpertemperaturen.

Die Tagesschwankungen der Körpertemperatur zeigen beim erwachsenen, ruhenden Menschen eine Variationsbreite von etwas mehr als 1° C und sind also entschieden kleiner als z. B. beim Affen. Das Maximum tritt nachmittags, das Minimum am Morgen ein; vgl. Fig. 8.

C. Die Ursache der Tagesschwankungen der Körpertemperatur.

Schon eine oberflächliche Analyse der Tagesschwankungen ergibt, daß diese nicht von der Nahrungsaufnahme verursacht werden können, denn sie verlaufen auch beim Hunger in derselben charakteristischen Weise.

Auch können sie nicht von Variationen der Außentemperatur herrühren, denn sie erscheinen in ihrer typischen Form auch bei den Versuchen von Benedict und Snell (25), wo die Versuchsperson in einem Kalorimeter mit konstanter Temperatur eingeschlossen war.

Daß grobsinnliche Muskelbewegungen hier nicht die entscheidende Rolle spielen können, folgt aus ihrem Vorhandensein in Jürgensens (125) Versuchen, welche sich sämtlich auf Individuen beziehen, die die ganze Versuchsdauer im Bett blieben, wenn nicht der Versuchszweck anderes erforderte.

Hiernach würde ja die Annahme ganz nahe liegen, daß diese Variationen den Ausdruck eines besonderen periodischen Ablaufes in

der Wärmebildung im Körper darstellen — was indessen keine Erklärung der zu deutenden Erscheinung, sondern nur eine Umschreibung des tatsächlichen Befundes darstellt.

Wir können nichtsdestoweniger mit aller Bestimmtheit sagen, daß diese Variationen dennoch von Schwankungen in der Tätigkeit der quergestreiften Muskeln herrühren. Die Gründe für diese Auffassung sind folgende.

Die Variationen der Kohlensäureabgabe während der verschiedenen Stunden des Tages und der Nacht stimmen hinsichtlich ihres allgemeinen Verlaufes mit den Variationen der Körpertemperatur genau überein — also müssen diese auf Schwankungen in der im Körper stattfindenden Verbrennung zurückgeführt werden (SONDÉN und TIGERSTEDT, 271, p. 157).

Wenn aber die Muskeltätigkeit möglichst ausgeschlossen ist, zeigen sich, wie JOHANSSON (119) nachwies, zu den verschiedenen Stunden des Tages nur verhältnismäßig geringe Schwankungen der Kohlensäureabgabe.

Bei vorsätzlicher Muskelruhe sinkt die Körpertemperatur ab (JOHANSSON, 117, p. 167), und selbst eine reichliche Nahrungsaufnahme vermag nicht diesen Abfall zu verhindern, sondern dieser verläuft auch hier etwa in derselben Weise wie beim Hunger (RANCKEN, 215).

Andererseits steigt sowohl die Kohlensäureabgabe als die Körpertemperatur durch ganz geringfügige, oft kaum merkbare Muskelbewegungen deutlich an (JOHANSSON).

Wenn diese Auffassung von der Ursache der Tagesschwankungen der Körpertemperatur richtig ist, würde man erwarten können, daß bei umgekehrter Lebensweise, wenn die Arbeit während der Nacht geleistet und der Tag zum Schlafen benutzt wird, auch der Verlauf der Tagesschwankungen sich umkehren sollte, und daß also die Temperatur am Tage absinken und während der Nacht ansteigen würde.

Die schon oben (p. 55) erwähnten Erfahrungen an Nachtvögeln, bei denen der Verlauf der Temperaturvariationen demjenigen bei den Tagvögeln gegenüber ganz umgekehrt ist (vgl. Fig. 6), scheinen in gewissem Maße für diese Auffassung zu sprechen.

Bei Versuchen am Menschen war indessen diese Voraussetzung nicht ohne weiteres zu bestätigen. Aelteren Versuchen gegenüber, bei welchen die umgekehrte Lebensweise eine Verschiebung der Temperaturmaxima und -minima bewirkte, konnten Versuche von BENEDICT und SNELL (25) herangezogen werden, bei welchen eine während 10 Tagen durchgeführte umgekehrte Lebensweise den Gang der Temperaturvariationen allerdings in hohem Grade beeinflußte, keineswegs aber eine Umkehr derselben verursachte.

Diese und andere Beobachtungen (vgl. BENEDICT, 21) konnten indessen auch darauf beruhen, daß es sehr große Schwierigkeiten darbietet, eine umgekehrte Lebensweise wirklich durchzuführen, denn der Mensch, der nun einmal daran gewöhnt ist, am Tage zu arbeiten und während der Nacht zu schlafen, vermag es nicht leicht, am Tage zu schlafen, auch wenn die Nacht mit schwerer Arbeit zugebracht wird. Auch läßt sich das Licht nicht in derselben Weise wie während der Nacht ausschließen, wie es auch für viele Menschen schwer ist, einzuschlafen, wenn die gewöhnliche Zeit zum Schlafengehen schon vorbei ist.

Soll eine umgekehrte Lebensweise eine Umkehrung der Tagesvariationen der Körpertemperatur bewirken können, so muß sie also eine längere Zeit fortgesetzt werden oder auch durch die Art und Weise, in welcher sie durchgeführt wird, eine wirkliche Umkehrung sämtlicher Lebensgewohnheiten bewirken.

Aus der letzten Zeit haben wir einige Arbeiten am Menschen, welche diese Anforderungen erfüllen, und aus welchen mit voller Deutlichkeit hervorgeht, daß die Umkehrung der Lebensweise, wenn sie wirklich und nicht scheinbar ist, von einer eindeutigen Umkehr der Tagesschwankungen der Körpertemperatur begleitet ist.

Eine dieser Arbeiten, von Toulouse und Piéron (283), bezieht sich auf 16 Krankenpflegerinnen, die seit mehreren Monaten Nachtdienst hatten und also völlig eingeübt waren, am Tage zu schlafen. Die Temperaturmessungen fanden jede 6. Stunde, in 3 Fällen jede 3. Stunde statt.

Während das Maximum der Körpertemperatur normal am Nachmittag oder Abend und das Minimum am Morgen eintritt, erschien bei diesen Krankenpflegerinnen das Maximum etwa um 6—9 Uhr morgens, und das Minimum um 6 Uhr nachm. bis Mitternacht; irgendwelche übernormale Temperaturen kommen hier nicht vor. Als Beispiele seien folgende Versuche hier zusammengestellt:

Zeit:	6h vorm.	9h vorm.	12h mittag	3h nachm.	6h nachm.	9h nachm.	12h nachts	3h vorm.
Hei. normal	37,05	—	**37,60**	—	37,30	—	—	—
„ umgekehrt	**37,45**	—	—	—	37,09	—	36,98	—
Go. normal	36,79	—	—	—	37,30	**37,32**	—	—
„ umgekehrt	**37,38**	—	—	—	36,92	36,65	—	—
Bo. umgekehrt	**37,42**	—	—	—	36,80	36,67	—	—
Po. umgekehrt	**37,27**	—	—	—	37,04	37,10	—	—
Br. normal	37,10	37,13	37,31	37,31	37,31	**37,43**	—	36,88
„ umgekehrt	36,97	**37,15**	—	—	36,95	36,70	36,46	36,64

In vorstehender Tabelle sind die Maxima mit fetter Schrift angegeben. Vgl. auch Lindhard (156a, p. 47).

In verhältnismäßig kurzer Zeit realisierte Gibson (93) den Uebergang zur umgekehrten Lebensweise während einer Reise von New Haven nach Manila; da der zeitliche Unterschied zwischen diesen Orten etwa 11 Stunden beträgt, stellt diese Uebersiedelung in der Tat eine vollständige Umkehrung der gewöhnlichen Lebensweise dar, die aber in der allernatürlichsten Weise erfolgt. Während der Fahrt sowie in New Haven und Manila wurde die Temperatur jede 2. Stunde im Rectum bestimmt. Von New Haven bis Manila dauerte die Fahrt 36 Tage, und die Rückreise 48 Tage.

Das Resultat dieser Messungen ist, daß die Temperaturvariationen in genau gleicher Weise verliefen in New Haven und in Manila; an beiden Stellen trat das Maximum nachmittags und das Minimum früh morgens auf.

Hieraus folgt also, daß sich die Temperaturvariationen des Körpers genau der umgekehrten Lebensweise angepaßt hatten, wenn wir uns nämlich der zeitlichen Differenz der beiden Orte erinnern. Sehr schön geht dies aus Fig. 9 hervor, in welcher die Temperaturkurven

von New Haven und Manila mit der 11-stündlichen Verschiebung nebeneinander gezeichnet sind. Vgl. auch Osborne (192a).

An Affen haben Simpson und Galbraith (258) sehr deutlich den Einfluß der umgekehrten Lebensweise auf die Tagesschwankungen der Körpertemperatur nachgewiesen. Zu diesem Zwecke wurde die Temperatur zunächst unter normalen Verhältnissen unter-

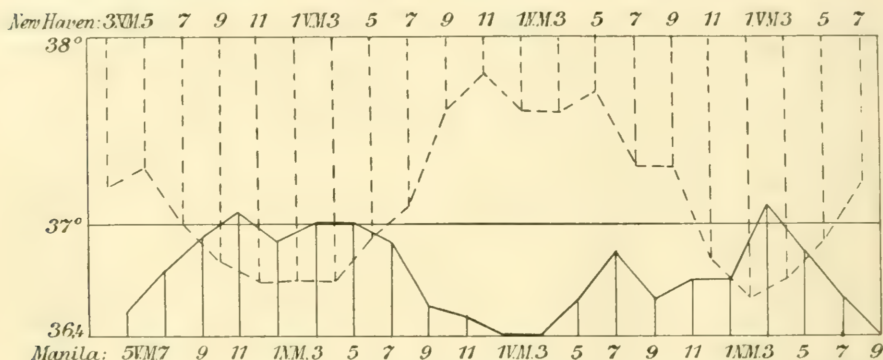


Fig. 9. Die Umkehrung der Temperaturschwankungen bei umgekehrter Lebensweise, nach Gibson. ----- die Körpertemperatur in New Haven, ——— die Körpertemperatur in Manila.

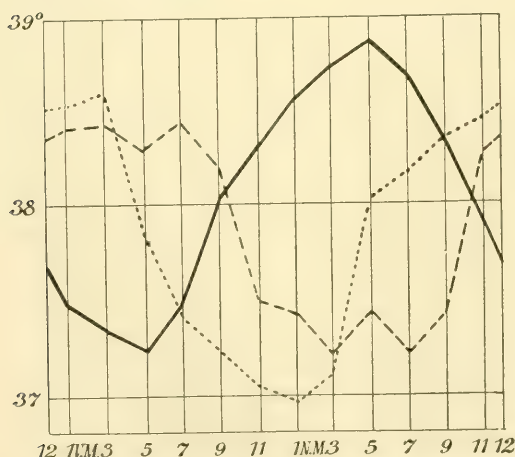


Fig. 10. Die Tagesvariationen der Körpertemperatur bei einigen Affen, nach Simpson und Galbraith. Mittelwerte. ——— Hell von 9 Uhr vorm. bis 9 Uhr abends. ----- Hell von 9 Uhr abends bis 9 Uhr vorm. .... Hell von 3 Uhr nachm. bis 3 Uhr vorm.

sucht, d. h. die Tiere waren am Tage wach und schliefen während der Nacht. Dann folgte eine Periode, wo das Zimmer der Tiere am Tage verdunkelt und während der Nacht beleuchtet war — also die reine Umkehrung der äußeren Lebensbedingungen. In zwei weiteren Perioden wurden die Tiere ununterbrochen entweder im Dunkeln oder im Licht gehalten.

Die Resultate dieser Versuche sind aus folgenden Zusammenstellungen der mittleren Werte sowie aus Fig. 10 ersichtlich.

Periode	Charakteristik	Zeit des Maximums	Zeit des Minimums	Maximale Temperatur	Minimale Temperatur	Schwankungsbreite
I	Hell von 9^h vorm. bis 9^h nachm.	5^h nachm.	5^h vorm.	38,87	37,25	1,62
II	Hell von 9^h nachm. bis 9^h vorm.	7^h vorm.	3^h nachm.	38,46	37,19	1,27
IIa	Hell von 3^h nachm. bis 3^h vorm.	3^h vorm.	1^h nachm.	38,60	36,97	1,63

Wenn die Tiere ununterbrochen im Dunkeln oder im Licht gehalten werden, wird die Variationsbreite der Tagesschwankungen wesentlich kleiner, in beiden Fällen etwa 0,70° C, und die ganze Kurve hat einen flacheren Verlauf (vgl. Fig. 11).

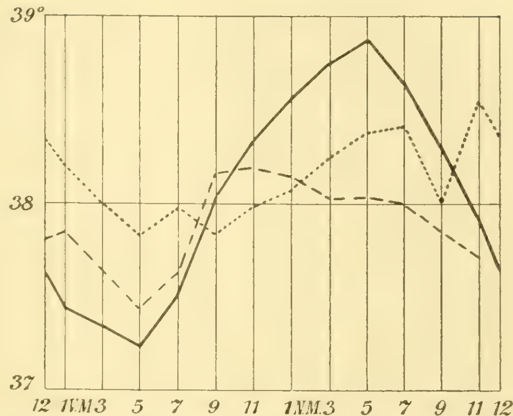


Fig. 11. Die Tagesvariationen der Körpertemperatur bei einigen Affen, nach SIMPSON und GALBRAITH. Mittelwerte. ——— Hell von 9 Uhr vorm. bis 9 Uhr abends. – – – – – Dunkel die ganze Zeit. .... Hell die ganze Zeit.

D. Die Wärmeregulation bei den homoiothermen Tieren.

Ueber die im Dienste der Wärmeregulation bei den homoiothermen Tieren stattfindenden Veränderungen der Wärmebildung (die chemische Wärmeregulation, RUBNER) im Körper ist schon oben (p. 36) berichtet. Es erübrigt noch, die Art und Weise zu besprechen, wie sich der Körper vor Wärmeverlust schützt bezw. seinen Wärmeverlust je nach dem stattfindenden Bedarf reguliert.

Allen homoiothermen Tieren gemeinsam ist, daß sie die Wärmeabgabe nach außen durch eine mehr oder minder dicke Fettschicht und eine mehr oder minder reich entwickelte Pelz- oder Federkleidung je nach dem stattfindenden Bedarf herabsetzen.

Das subkutane Fettgewebe bildet eine wärmeisolierende Lage zwischen den Muskeln und der Haut: die in jenen gebildete Wärme kann daher nur zum geringen Teil direkt fortgeleitet werden und wird also zum größten Teil zur Erwärmung des Blutes verwendet. Die Kleidung bildet ihrerseits teils eine wärmeisolierende Schicht zwischen der Luft und der Haut, teils vermindert sie die Wärmestrahlung von der Haut in wesentlichem Grade.

Die Stärke des subkutanen Fettgewebes wie die Dicke des Pelzes usw. ist in hohem Grade von den klimatischen Verhältnissen des Ortes, wo das betreffende Tier lebt, abhängig. Die im arktischen Klima lebenden Tiere zeichnen sich also durch ihren dicken Pelz und die reiche Entwicklung ihres subkutanen Fettgewebes aus; die im Eismeer unter den Eisbergen schwimmenden Warmblüter besitzen eine außerordentlich dicke Fettschicht, und nur dank dieser können sie ihre verhältnismäßig hohe Temperatur bewahren. Andererseits sind die homoiothermen Tiere der Tropen ziemlich mager, ihr Pelz ist ziemlich dünn, die Haare ziemlich kurz usw. Eine nähere Besprechung der hier stattfindenden Verschiedenheiten würde uns indessen zu weit führen.

Wenn der Körper einer starken Abkühlung ausgesetzt wird, steigt nicht allein die Wärmebildung an, sondern der Körper sucht außerdem noch die Wärmeabgabe möglichst zu beschränken. Die Haut-

gefäße ziehen sich zusammen, die Blutzufuhr nach der Haut nimmt infolgedessen ab, und so wird eine kleinere Blutmenge als sonst durch die Haut abgekühlt. Bei Herannahen der kälteren Jahreszeit wird auch der Pelz dichter und dadurch der von ihm geleistete Schutz gegen Wärmeverlust kräftiger usw. Hierzu kommen noch die Nester der Tiere, welche einen weiteren Schutz gegen die äußere Kälte darbieten.

Die Art und Weise, wie sich die homoiothermen Tiere gegen eine niedrige Außentemperatur schützen, ist also im großen und ganzen sehr leicht zu überblicken: eine durch vermehrte Muskeltätigkeit hervorgerufene vermehrte Wärmebildung, eine möglichst große Herabsetzung des Wärmeverlustes durch Beschränkung der Durchblutung der Haut und durch vollständigere Wärmeisolierung des Körpers.

Daß der Tierkörper durch diese Vorrichtungen in bezug auf das Beibehalten seiner Temperatur außerordentlich viel leisten kann, lehren uns vor allem die Beobachtungen an den freilebenden Polartieren, welche wir Parry und Lyon (194, 194a), sowie Back (17) verdanken (siehe die untenstehende Tabelle).

Tierart	Körpertemperatur	Außentemperatur	Differenz
Polarfuchs	38,3	— 35,6	73,9
„	41,1	— 35,6	76,7
„	39,4	— 32,8	72,2
Wolf	40,5	— 32,8	73,3
Weißer Hase	38,3	— 29,4	67,7
Schneehuhn	42,4	— 19,7	62,1
„	43,3	— 38,8	82,1
„	43,3	— 35,8	79,1

Da der Körper, auch wenn die Außentemperatur so hoch ist, daß er keine Wärme nach außen abzugeben braucht, selbst wenn er ganz in Ruhe ist, dennoch Wärme bildet, liegt bei solcher Temperatur die Gefahr einer Ueberhitzung sehr nahe. Dem wird indessen durch Wasserverdunstung vorgebeugt und der Körper kann selbst bei sehr hohen Temperaturen aushalten, wenn nur die umgebende Luft nicht mit Wasserdampf gesättigt ist, so daß wirklich eine Verdunstung zustande kommen kann.

Diese vermehrte Abgabe von Wasserdampf findet bei verschiedenen Tieren in sehr verschiedener Weise statt, indem bei einigen, wie vor allem dem Menschen, die Schweißdrüsen der Haut in starke Tätigkeit treten, während bei anderen, bei welchen das Schwitzvermögen der Haut nur wenig entwickelt ist, die notwendige Wasserverdunstung von dem Munde und den Atmungswegen her stattfindet.

Bezüglich der Schweißsekretion muß auf den entsprechenden Abschnitt in diesem Handbuche verwiesen werden (vgl. Bd. II, 2. Hälfte, p. 233). Was sie bei der Wärmeregulierung tatsächlich leisten kann, zeigen z. B. folgende Erfahrungen von Zuntz und Schumburg (304, p. 322) an zwei Individuen während 5-stündiger Märsche.

Bei dem einen, P., betrug die Wärmeproduktion in drei Reihen durchschnittlich 1764, 2024 und 1745 Kal.; die gleichzeitige Wasserverdunstung durch die Haut war 1249, 1789 und 1781 g, was bei einer Verdunstungswärme von 0,581 Kal. 726, 1039 bezw. 1035 Kal., also 41, 51 bezw. 59 Proz. der gesamten Wärmebildung entspricht. Die Wasserverdunstung von den Respirationsorganen war 220, 246 und 195 g

= 128, 143 und 113 Kal. Also wurden durch Wasserverdunstnng insgesamt 854, 1182 und 1148 Kal. vom Körper abgegeben.

Bei dem anderen Versuchsindividuum B. betrug die Wärmeproduktion in den drei entsprechenden Reihen 1647, 1779 und 1871 Kal.; von der Haut wurden 1063, 1315 und 1567 g Wasser abgegeben = 618, 764 und 911 Kal., d. h. 38, 43 und 49 Proz. der gesamten Wärmebildung. Die gleichzeitige Wasserverdunstung von den Respirationsorganen betrug 227, 248 und 237 g = 132, 144 und 138 Kal. Durch Wasserverdunstung gab der Körper also insgesamt 750, 908 und 1049 Kal. ab.

Mehrere warmblütige Tiere schwitzen wenig oder gar nicht. Bei ihnen tritt dann statt der Schweißsekretion eine sehr beschleunigte Atmung auf, dank welcher, im Gegensatz zu dem Verhalten beim Menschen, große Mengen Wasser von dem Munde und den Respirationswegen abgegeben werden.

Ackermann (1) zeigte, daß beim Hunde die Steigerung der Körpertemperatur eine bedeutende Zunahme der Atmungsfrequenz hervorrief, ohne daß hier irgendwelche Dyspnoë vorlag. Dann wies Mertschinsky (180) nach, daß gleichzeitig die Atmungsgröße zunimmt und die Atmung oberflächlicher als sonst ist. Das Tier atmet mit offenem Maule, die Zunge hängt aus dem Maule heraus, und die bei dieser Atmungsweise durch den Mund und die Respirationswege streichenden großen Luftmengen müssen daher von den betreffenden Körperteilen große Mengen Wasserdampf aufnehmen. Hierdurch wird der Körper in ganz derselben Weise wie bei der Schweißabgabe abgekühlt und vor Ueberhitzung geschützt.

Daß diese Wärmepolypnoë (Richet, 223) mit der wegen mangelhafter Ventilation der Lungen auftretenden respiratorischen Dyspnoë nichts gemeinsam hat, folgt unzweideutig daraus, daß alles, was den respiratorischen Gasaustausch oder den Luftwechsel in den Lungen verhindert, sowie auch die Anreicherung des Blutes mit Kohlensäure dem Auftreten der Polypnoë vorbeugt (Richet).

Wenn diese wegen besonderer Eingriffe ausbleibt (Kurarevergiftung, Zubinden des Maules, tiefe Chloralnarkose usw.), steigt die Körpertemperatur erheblich an, während sie unter genau denselben Umständen auf ihrem früheren Stande bleibt, wenn die Polypnoë sich in normaler Weise entwickeln kann (Richet).

Die Polypnoë kommt selbst dann zustande, wenn nur das in den Carotiden strömende Blut erwärmt wird, während der übrige Körper keiner höheren Außentemperatur ausgesetzt ist (Goldstein, 94). Diese von allen späteren Autoren konstatierte Erscheinung zeigt uns, daß eine durch das erwärmte Blut ausgelöste Reizung im Kopfmark als nächste Ursache der Polypnoë aufzufassen ist. Nach Athanasiu und Carvallo (3) ruft die Erwärmung des Körpers keine Polypnoë hervor, wenn gleichzeitig der Kopf und der Hals des Tieres abgekühlt werden. Es gelang indessen Garrelon und Langlois (146, p. 948) nicht, diese Angabe zu bestätigen.

Bei Erwärmung des Carotisblutes wird das Maximum der Verflachung der Atmung stets früher erreicht als das der Beschleunigung (Kahn, 126).

Bezüglich der Veränderungen der Atmung in quantitativer Hinsicht sei auf folgende Tabelle verwiesen, in welcher (nach Garrelon und Langlois, 144—146) an Hunden die Atmungsfrequenz, der Luftwechsel, die Kohlensäureabgabe und der Kohlensäuregehalt der exspirierten Luft angegeben sind.

No. und Körpergewicht kg	Vor der Polypnoë					Während der Polypnoë				
	Temperatur	Respirationsfrequenz	Luftwechsel pro kg u. Stunde	CO_2 pro kg u. Stunde g	CO_2 Proz.	Temperatur	Respirationsfrequenz	Luftwechsel pro kg u. Stunde	CO_2 pro kg u. Stunde g	CO_2 Proz.
III. 9,0	38,9—39,8	40—68	12,0—22,5	0,38—0,71	1,5—1,6	40,6	228—550	67—70	0,42—0,54	0,3—0,4
V. 12,5	39,0—38,2	40 u. höh.	16,0—12,5	0,65—0,94	1,9—2,2	41,6	240—372	61—67	0,74	0,4—0,3
VI. 11,7	38,5—40,5	32—38	11,8—12,2	0,35—0,61	1,5—2,5	41,6	152—330	71—43	0,80	0,6—0,4

Aus dieser Zusammenstellung folgt, daß nicht allein die Atmungsfrequenz, sondern auch die Größe des Luftwechsels in hohem Grade ansteigt. Infolgedessen sinkt der Gehalt der exspirierten Luft an Kohlensäure sehr erheblich ab.

Betreffend sonstiger Einzelheiten in bezug auf die thermische Polypnoë muß auf die Arbeiten der schon angeführten Autoren verwiesen werden.

Die mannigfachen Veränderungen, welche Wärmebildung, Atmung, Schweißsekretion und Kreislauf — also die meisten vegetativen Organsysteme — im Dienste der Wärmeregulation bei den homoiothermen Tieren erleiden, können nicht ohne Beteiligung des zentralen Nervensystems vor sich gehen, wie am deutlichsten daraus hervorgeht, daß die chemische Wärmeregulation nach Durchtrennung des Halsmarkes nicht mehr stattfindet, und daß die Schweißsekretion wie die Atembewegungen und die Veränderungen des Kreislaufes nur unter dem Einfluß der nervösen Zentralorgane erfolgen.

Man hat lange Zeit sich darum bemüht, die bei der Wärmeregulation wirkenden nervösen Zentren zu finden, und von Zeit zu Zeit ist immer wieder ein neues Wärmezentrum erwähnt worden. Es bietet ja keinerlei Schwierigkeit, nachzuweisen, daß bei Eingriffen an den verschiedensten Teilen des Gehirns Veränderungen in der Körpertemperatur auftreten, die sich teils als Steigerung, teils als Abnahme derselben kundgeben. An und für sich beweisen solche Versuche indessen gar nichts in bezug auf die Frage nach dem Orte des Wärmezentrums. Denn alle Eingriffe, nach welchen eine Lähmung der Körpermuskulatur eintritt, rufen eine Abnahme der Körpertemperatur hervor; desgleichen, ceteris paribus, auch diejenigen Eingriffe, bei welchen der Kreislauf stark leidet bezw. die Blutströmung nach der Haut erheblich zunimmt. Andererseits steigt die Körpertemperatur an, wenn bei der Verletzung eines Gehirnteils krampfartige Muskelkontraktionen erscheinen, oder wenn die Blutzufuhr zu den Hautgefäßen stark herabgesetzt wird.

In allen diesen Fällen läßt sich die Veränderung der Körpertemperatur einfach als Folge der Veränderung der Muskeltätigkeit usw. auffassen, und die betreffenden Versuche stellen daher keinen Beweis für das Vorhandensein von Wärmezentren in den betreffenden Teilen des Gehirns dar.

Unter den vielen Wärmezentren, die also beschrieben worden sind, dürfte das von Richet (222), Ott (193), Aronsohn und Sachs (2) etwa gleichzeitig entdeckte „Wärmezentrum" im Corpus striatum als am sichersten festgestellt erachtet werden können. Durch eine Reizung am medialen Rand dieses Ganglions steigt nämlich die Körpertemperatur erheblich an, gleichzeitig nehmen die Sauerstoffaufnahme und die Kohlensäure- und Stickstoffabgabe wesentlich zu.

Die Annahme, daß hier etwa das wahre Zentrum für die Regulation der Körpertemperatur liege, wird indessen durch GOLTZ' (95) Erfahrungen am Hunde ohne Großhirn widerlegt. Bei diesem Hunde war von den Streifenhügeln nur noch ein Teil vorhanden, und dieser befand sich im Zustande brauner Erweichung. Der Hund vermochte dennoch seine Körpertemperatur leidlich gut auf der normalen Höhe zu erhalten, und es kann keine Rede davon sein, daß bei ihm die Wärmeregulation nicht im großen und ganzen erhalten war. Die Störungen der Wärmeökonomie, die bei ihm auftraten, dürften nicht auf Rechnung des Wegfalles eines Wärmezentrums zu setzen sein, sondern sind vielmehr als Ausdruck der allgemeinen Störungen aller Funktionen, die bei einem solchen Tiere auftreten, aufzufassen.

Es ist aber, meines Erachtens, gar nicht notwendig, das Vorhandensein besonderer Wärmezentren anzunehmen, denn die Wärmeregulation bei den homoiothermen Tieren läßt sich auch ohne solche erklären, wenn wir nur voraussetzen, daß die nervösen Zentren, welche die Muskeln und andere wärmebildenden Organe beherrschen, sowie diejenigen, welche die Hautgefäße, die Schweißdrüsen und die Atembewegungen beeinflussen, bei Temperaturveränderungen in einer dem Bedarf der Wärmeregulation entsprechenden Weise reagieren.

Es könnte z. B. der Fall sein, daß die Erregung der Kältenerven der Haut reflektorisch den Muskeltonus erhöht, die der Wärmenerven die Schweißsekretion hervorruft. Auch ist es denkbar, daß eine kleine Steigerung der Bluttemperatur die Schweißzentren direkt erregt, wie eine Abnahme derselben irgendwelche motorische Zentren in Tätigkeit versetzt usw. (Näheres hierüber 279, p. 602).

Der Unterschied zwischen den poikilothermen und den homoiothermen Tieren würde also vor allem darin bestehen, daß bei den letzteren gewisse Teile des zentralen Nervensystems die Fähigkeit erworben hätten, in der besprochenen Weise bei Temperaturveränderungen zu reagieren, wozu noch die Entwicklung der Schutzorgane gegen den Wärmeverlust hinzukommt.

E. Die Temperaturverhältnisse bei den winterschlafenden Säugetieren [1]).

Unter den homoiothermen Tieren finden sich mehrere Arten Säugetiere (nicht Vögel), welche im Winter das Vermögen einbüßen, ihre normale Körpertemperatur zu bewahren, und dann sich in vielerlei Hinsicht ganz wie die poikilothermen Tiere verhalten. Während dieses poikilothermen Abschnittes ihres Lebens befinden sich die betreffenden Tiere in einem Schlaf (Winterschlaf), aus welchem sie beim Eintritt der wärmeren Jahreszeit erwachen und dann wieder ein homoiothermes Leben führen.

Zu diesen Tieren gehören gewisse Chiroptera, Insectivora und Rodentia, unter denen die Fledermäuse, der Igel (*Erinaceus*), der Ziesel (*Spermophilus citillus*), das Murmeltier (*Arctomys mormota* und *A. Bobac*), der Siebenschläfer (*Myoxus glis*), die Haselmaus (*Mus-*

1) Die ältere Literatur über den Winterschlaf ist sehr eingehend berücksichtigt bei BARKOW (19); später hat DUBOIS (65) die Literatur bis zum Jahre 1896 ausführlich referiert und MERZBACHER (179) die bis 1904 vorliegenden Untersuchungen zusammengestellt.

cardinus avellanarius), der Hamster (*Cricetus frumentarius*) usw. besonders zu erwähnen sind.

Bezüglich der großen Körperfunktionen kann wohl gesagt werden, daß sie im Winterschlaf ihrem Umfange nach in hohem Grade herabgesetzt sind.

Die Strömung des Blutes findet nur langsam statt, der Blutdruck ist verhältnismäßig niedrig, die peripheren Gefäße leer oder wenig gefüllt, die Frequenz der Herzschläge in hohem Grade verlangsamt, die Herztöne, bei der Fledermaus wenigstens, nicht hörbar usw.

Die Frequenz der Atembewegungen ist stark herabgesetzt, und es können, bei gewissen Winterschläfern wenigstens, lange Atmungsstillstände auftreten, die von Reihen von einigen Atemzügen unterbrochen werden. Uebrigens wechselt der Atmungstypus je nach der Tiefe des Schlafes und möglicherweise auch bei verschiedenen Winterschläfern sehr wesentlich, worüber Näheres bei Dubois (65), Patrizi (195), Horwath (111, p. 154), Pembrey und Pitts (201).

Mehrere Autoren, wie Valentin (286), Regnault und Reiset (218) und Pembrey (198), geben an, daß der respiratorische Quotient beim Winterschlaf sehr niedrig wäre — und zwar bis auf 0,44 bis 0,23 und noch tiefer herabsinken würde. Demgegenüber findet Nagai (187), daß der betreffende Quotient allerdings abnorm niedrig ist, indessen doch nicht tiefer als auf 0,54 (Murmeltier), 0,57 (Siebenschläfer) bezw. 0,53 (Igel) herabgeht, und sucht im Anschluß daran nachzuweisen, daß die von seinen Vorgängern beobachteten Zahlen auf eine zu kurze Versuchsdauer oder auf andere Versuchsfehler zurückzuführen seien.

Auch die von den eben genannten Autoren wie von Sacc (218, p. 435) und Dubois (65, p. 106) beobachtete Gewichtszunahme der winterschlafenden hungernden Tiere konnte Nagai beim Siebenschläfer nicht nachweisen und deutet die entgegengesetzte Angabe im Anschluß an Valentin und Voit als die Folge einer Wasseraufnahme durch das hygroskopische Horngewebe, den Pelz u. dgl.

Daß hier jedenfalls keine Aufspeicherung von Sauerstoff in dissoziierbarer Form vorliegen kann, folgt aus Dubois' (65, p. 75) Untersuchungen über die Blutgase beim winterschlafenden Murmeltiere, welche direkt ergeben, daß der Gehalt an Sauerstoff im arteriellen Blute etwa derselbe ist im Winterschlafe wie im wachen Zustande.

Auf Grund des von ihm und anderen beobachteten niedrigen respiratorischen Quotienten schließt Pembrey (198, p. 71), daß im Winterschlaf eine erhebliche Bildung von Glykogen aus Fett stattfindet, etwa nach folgender Gleichung (Glykosebildung aus Triolein): $2\ C_3H_5(C_{18}H_{23}O_2)_3 + 64\ O_2 = 16\ C_6H_{12}O_6 + 18\ CO_2 + 8\ H_2O$. Das Verhältnis CO_2/O_2 wäre hier 18/64 = 0,281.

Schon dadurch, daß wir sonst gar keine wirklich beweisenden Versuche über eine im Tierkörper stattfindende Bildung von Glykogen aus Fett besitzen, bietet diese Auffassung nicht geringe Schwierigkeiten dar, die durch den von Nagai erbrachten Nachweis, daß der respiratorische Quotient doch nicht so tief herabsinkt, wie man es sich früher vorstellte, nur noch gesteigert werden. Auch sucht der letzterwähnte Autor rechnerisch (187, p. 286) darzulegen, daß diese Annahme zu ganz unannehmbaren Resultaten führen muß.

Aus den genauen Versuchen von Weinland und Riehl (298, p. 85) geht andererseits hervor, daß der absolute Glykogengehalt pro Kilogramm Tier konstant bleibt, scheinbar jedoch mit zunehmender Dauer etwas ansteigt, da das Tier an

Gewicht während des Schlafes abnimmt; daß das Glykogen mit zunehmender Dauer der Schlafperiode im Muskel sich anhäuft, dagegen in der Leber mehr oder weniger abnimmt; daß das Glykogen in der Leber während der ganzen Dauer des Schlafes (Dezember bis März) pro Kilogramm Körpergewicht nur ganz wenig abnimmt.

Da indessen, wie DUBOIS (65, p. 91) und WEINLAND-RIEHL (298, p. 89) zeigten, bei jedem Aufwachen des winterschlafenden Tieres Glykogen verbraucht wird, und da das Tier im Laufe seines Schlafes (vgl. unten) mehrmals erwacht, sollte doch, angesichts des Konstantbleibens des Glykogens, im Winterschlafe tatsächlich eine gewisse Glykogenbildung stattfinden müssen. Wie sich die Sache eigentlich verhält, darüber läßt sich zurzeit wohl kaum etwas Sicheres sagen.

NAGAI schließt seinerseits aus dem niedrigen Wert des respiratorischen Quotienten beim Winterschlaf, daß die Oxydationen dabei unvollständig verlaufen, und daß also ein Teil des Kohlenstoffes in Form von intermediären Zersetzungsprodukten den Körper verläßt (187, p. 329).

Eine Stütze für diese Ansicht bildet die sehr bemerkenswerte Verteilung des Stickstoffes im Harne des winterschlafenden Murmeltieres. Während beim wachen, normal ernährten Murmeltier vom gesamten Harnstickstoff 60 Proz. der Harnstofffraktion und 20 Proz. der Aminosäurefraktion zugehören, und beim wachen hungernden Tiere die entsprechenden Zahlen 65 bezw. 20 Proz. betragen, findet NAGAI (187, p. 323) im Harn des winterschlafenden Tieres nur 18 Proz. des Gesamtstickstoffes in der Harnstofffraktion, dagegen aber 66 Proz. in der Aminosäurefraktion — was wohl nur als Folge der erheblich verminderten Zersetzungsfähigkeit des Körpers zu deuten ist.

Von Zeit zu Zeit wird der Winterschlaf wegen Harnlassens und Defäkation unterbrochen und danach wieder fortgesetzt. Beim Murmeltier treten diese Unterbrechungen nach VALENTIN nach etwa $3^1/_2$ bis $4^1/_2$ bis sogar 6 Wochen ein.

Wenn also schon die hier erwähnten Umstände eine nahe Uebereinstimmung mit den entsprechenden Erscheinungen bei den Kaltblütern bei niedriger Temperatur darbieten, so finden wir auch beim Studium zahlreicher Einzelheiten eine Fülle weiterer Aehnlichkeiten. So fährt das Herz des im vollen Winterschlaf getöteten Murmeltieres 2—3 bis sogar 6 Stunden nach dem Aufhören der Atmung fort zu schlagen (MANGILI, VALENTIN, DUBOIS, 65, p. 48). Die durch einen einzelnen Reiz ausgelösten Muskelkontraktionen haben beim kalten Murmeltier einen gedehnteren Verlauf als beim warmen, und dabei genügt, um bei jenem einen glatten Tetanus hervorzurufen, eine wesentlich kleinere Reizfrequenz als bei diesem. Auch ermüden die Muskeln beim kalten Tiere wesentlich langsamer als beim warmen. Dagegen ist die Hubhöhe bei letzterem unter sonst gleichen Umständen wesentlich größer, z. B. beim kalten Tiere 7 mm, beim warmen 23 mm (DUBOIS, 66).

Nach MERZBACHER (178, p. 568) degenerieren durchschnittene periphere Nerven bei schlafenden Fledermäusen, wie bei Kaltblütern bei niederer Temperatur, auch nach Wochen nicht, wogegen alle Zeichen der Degeneration auftreten, wenn die Tiere wach bleiben. Daß die niedrige Körpertemperatur hierbei das Wichtige ist, folgt daraus, daß auch ein von einem anderen Tiere ausgeschnittener transplantierter Nerv der Degeneration entgeht, wenn er in ein kaltes Tier transplantiert wird.

Gegen Gifte sind die Tiere im Winterschlafe viel weniger empfindlich als im wachen Zustande. Das Kurare wirkt auf das schlafende Murmeltier langsamer als sonst (Valentin); an der Fledermaus, *Nannugo pipistrellus*, treten nach subkutaner Injektion von Pilokarpin die ersten Vergiftungssymptome verhältnismäßig spät auf; ebenso wirken Apomorphin, Strychnin, Pikrotoxin und Muskarin langsam ein — was wohl zum Teil wenigstens mit der langsamen Zirkulation und der schlechten Resorption in einem gewissen Zusammenhang steht. Auch verträgt die winterschlafende Fledermaus das Tetanustoxin in einer Gabe, die 200 mittelgroße Meerschweinchen getötet hätte (Koeninck, 138).

Von Colchizin werden wache Fledermäuse in $^1/_{30}$ derjenigen Dosis getötet, die für das winterschlafende Tier unschädlich ist. Wenn letzteres aber in Wärme gebracht wird, treten die Vergiftungssymptome nach einer Zeit auf, die vom Anfang der Erwärmung an gerechnet mit der gewöhnlichen Latenzzeit beim wachen Tiere genau übereinstimmt (Haussmann, 100).

Wenn Koffeïn in die Muskeln direkt eingespritzt wird, ruft es eine Muskelstarre hervor, die in ähnlicher Weise sonst nur bei den poikilothermen Tieren zu beobachten ist.

Wie schon erwähnt, verhält sich die Körpertemperatur der winterschlafenden Säugetiere im großen und ganzen wie bei den poikilothermen Tieren, sie steigt und sinkt also in genauer Uebereinstimmung mit der Außentemperatur. Ja, Horwath (112, p. 205) hat am Ziesel eine Körpertemperatur unter Null beobachtet und Hoppe-Seyler demonstriert.

Als Beispiele der Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Temperatur der Umgebung sei folgende Beobachtung an einer Haselmaus von Pembrey und White (202) hier mitgeteilt:

Zeit	Temperatur des Tieres	Temperatur des Zimmers
$9,^{10}$	3,0	2,75
$9,^{35}$	6,1	10,0
$10,^{00}$	8,3	10,2
$10,^{30}$	8,9	10,9
$11,^{00}$	9,7	11,1
$11,^{30}$	6,1	2,75
$11,^{50}$	4,9	2,75
$12,^{30}$	3,9	2,75

Als die Körpertemperatur auf 16° gestiegen war, erwachte das Tier und lief fort. 10 Minuten später betrug seine Temperatur 36° C.

Wie rasch die Temperatur ansteigt, ist noch aus folgender Versuchsreihe an der Haselmaus (Pembrey und Pitts, 201) ersichtlich:

Die Temperatur des Tieres (Rectum) nimmt zu	in Minuten	Zunahme der Temperatur um 1° C in Minuten
von 11 auf 12°	11	11
„ 12 „ 13°	11	11
„ 13 „ 16,25°	23	7
„ 16,25 „ 24°	14	1,8
„ 24 „ 33,5°	50	5,3

Beim wachen Tiere findet wie bei den übrigen homoiothermen Tieren, wenn es einer kalten Umgebung ausgesetzt wird, eine kräftige

Gegenregulation statt, und die erste Wirkung einer Abnahme der umgebenden Temperatur ist eine Zunahme der Körpertemperatur (Pembrey und White, 203).

Wie besonders Quincke bemerkt, scheinen auch beim wachen Winterschläfer ziemlich große Variationen der Körpertemperatur vorzukommen (34—41 °).

In Uebereinstimmung mit diesem Verhalten der Körpertemperatur nimmt beim winterschlafenden Säugetiere ganz wie bei den poikilothermen Tieren der respiratorische Gaswechsel parallel der Temperatur ab und zu und steigt erheblich an, sobald das Tier erwacht, wie z. B. in folgendem Versuch an der Haselmaus von Pembrey und White (203, p. 480):

Umgebungstemperatur	CO_2-Abgabe pro 15 Minuten g	Anmerkungen
25,0	0,0236	Aktiv; wäscht sich
23,8	0,0173	Ruhig
25,5	0,0188	Ruhig, zusammengerollt, wahrscheinlich schlafend
15,0	0,0183	Einen Augenblick wach, dann schnell zusammengerollt
15,0	0,0059	Ruhig, zusammengerollt
24,3	0,0023	„ „
25,0	0,0020	„ „
24,5	0.0159	Erwacht am Ende dieser Periode
25,0	0,0335	Wach, aber ruhig

Hier war das Tier nur wenig aktiv und ließ sich durch die Abnahme der Umgebungstemperatur in Schlaf versetzen, und zwar blieb der Gaswechsel noch eine Woche nach wieder erhöhter Temperatur auf dem einmal erreichten niedrigen Stand, bis das Tier erwachte und wieder eine starke Zunahme der Kohlensäureabgabe erfolgte.

Bei der Fledermaus fanden Pembrey und White (203, p. 484) unter anderem:

Umgebungstemperatur	CO_2-Abgabe pro 30 Minuten g	Anmerkungen
12,5	0,0016	Ruhig
12,8	0,0013	„
13,0	0,0006	„
25,0	0,0047	„
25,0	0,0056	Schläft

Folgender Versuch zeigt, wie die wache Haselmaus auf Temperaturänderungen reagiert (Pembrey und White, 203).

Umgebungstemperatur	CO_2-Abgabe pro 15 Minuten g	Anmerkungen
30	0,0080	Ruhig, zusammengerollt
30	0,0088	Aktiv für einige Minuten
30	0,0073	Ruhig
22,5	0,0163	Erwacht, aktiv
22,8	0,0194	Aktiv
22,5	0,0136	Zuweilen aktiv

Wenn das Tier erwacht, nimmt seine Kohlensäureabgabe in hohem Grade zu, wie z. B. in folgendem Versuch an einer Fledermaus von Pembrey und White (203, p. 484).

Umgebungstemperatur	Kohlensäureabgabe pro 30 Minuten g	Anmerkungen
13,8	0,0020	Ruhig
13,8	0,0018	"
30,0	0,0038	"
30,0	0,0083	"
29,5	0,0444	Sehr aktiv
26,0	0,0451	" "

Beim wachen Ziesel fand Marès (167):

No.	Umgebungstemperatur °C	O_2-Verbrauch pro kg und Stunde g	CO_2-Abgabe pro kg und Stunde g
1	+ 21	2,46	3,11
	— 10	5,08	5,99
2	+ 21	2,97	3,81
	Kälte	6,62	7,30
	"	5,82	6,00
3	+ 19	2,34	2,76
	Kälte	6,02	10,31
	"	5,82	6,00
4	+ 12	4,14	3,64
	Kälte	5,79	5,02
	"	6,09	5,18
5	+ 10	3,65	3,79
	Kälte	5,38	5,11
	"	5,36	4,89

Ueber die Größe des respiratorischen Gaswechsels bei verschiedenen Zuständen der Tiere liefert noch folgende, Pembrey (198, p. 81) entlehnte Zusammenstellung verschiedener Beobachtungen am Murmeltiere eine Vorstellung. Ich habe dazu die Beobachtungen von Marès und Horwath am Ziesel, sowie die von Weinland und Riehl (297) am Murmeltier und die von Nagai am Murmeltier und Igel hinzugefügt.

(Siehe Tabelle p. 75.)

Beim Winterschlaf ist also der Gaswechsel im Vergleich mit dem im wachen Zustande des Tieres außerordentlich niedrig. In den Versuchen von Regnault und Reiset ist der Sauerstoffverbrauch des Murmeltieres im letzten Falle etwa 20mal größer, in denjenigen von Valentin sogar 40mal größer als im Schlaf, und die Beobachtungen von Marès am Ziesel haben ergeben, daß der Sauerstoffverbrauch des wachen Tieres durchschnittlich 80mal den des schlafenden übertrifft.

Angesichts des so niedrigen Stoffwechsels beim winterschlafenden Tiere ist es ganz wohl möglich, daß Spallanzani keine fehlerhafte Beobachtung gemacht hat, als er fand, daß winterschlafende Murmeltiere und Fledermäuse 4 Stunden lang in einer sauerstofffreien Atmosphäre aushalten können, ohne zu sterben, während ein Vogel oder eine Ratte in derselben Luft fast augenblicklich zugrunde gingen. In Uebereinstimmung hiermit steht die Erfahrung von Regnault und Reiset (218), daß ein Murmeltier 8 Tage lang in einem geschlossenen Raume am Leben bleibt, wenn es nicht erwacht. In letzterem Falle zehrt es bald den vorhandenen Sauerstoff auf und stirbt binnen kurzem. Die schlafende Fledermaus kann 3 Tage lang auf Kosten von 28 ccm Sauerstoff leben; wach stirbt sie in dieser Luft innerhalb

Autor	Zustand des Tieres	O_2-Verbrauch pro kg und Stunde g	CO_2-Abgabe pro kg und Stunde g	Wasserabgabe pro kg und Stunde g	RQ.	Rectaltemperatur
REGNAULT u. REISET	Schlaf	0,040	0,023	—	0,40	12 ° am Ende des Versuches
	Schlaf, weniger tief	0,085	0,064	—	0,55	11 ° am Beginn, 22 ° am Ende
	wach	0,774	0,641	—	0,69	34 ° am Ende
	„	1,198	1,316	—	0,80	
VALENTIN	tiefer Schlaf	0,024	0,014	0,029	0,44	Mittel aus 7 Vers.
	weniger tiefer Schlaf	0,047	0,033	0,028	0,51	„ „ 16 „
	kein fest. Schlaf	0,144	0,125	0,029	0,63	„ „ 8 „
	schläfrig	0,575	0,569	0,226	0,72	„ „ 3 „
	wach	0,973	1,076	—	0,80	„ „ 5 „
VOIT	Schlaf	0,322	0,145	0,172	0,33	5,6 g Wasser in der Bedeckung des Tieres
	schläfrig	0,411	0,474	0,203	0,77	
PEMBREY	Schlaf	0,50	0,38	0,07	0,55	
	im Erwachen	1,67	1,60	0,09	0,69	17 ° am Ende des Versuches
	wach	0,70	1,20	0,33	1,24	37 °
MARÈS Ziesel	wach	3,854	3,949	—	0,75	
	Schlaf	0,057	0,051	—	0,65	
	im Erwachen	5,9	6,0	—	0,74	
						Außentemperatur
HORWATH Ziesel	wach	—	3,35	—	—	9,5 °
	Schlaf	—	0,10	—	—	13,5 °
NAGAI Murmeltier	tiefer Schlaf	0,043	0,037	—	0,61	10,0 °
	leichter Schlaf	0,111	0,100	—	0,64	13,5 °
	schlaftrunken	0,369	0,200	—	0,77	24,4 °
	wach	0,867	0,958	—	0,80	36,5 °
NAGAI Igel	Schlaf	0,053	0,046	—	0,54	—
	wach	2,186	2,382	—	0,79	—
	schlaftrunken	0,426	0,449	—	0,77	—
WEINLAND u. RIEHL Murmeltier	tiefer Schlaf	0,044—0,204	0,042—0,215	0,019—0,105	0,42—0,79	6—11 °
	Halbschlaf	0,390—0,506	0,392—0,480	0,118—0,285	0,66—0,73	1,5—10 °
	im Erwachen	1,703	2,199	0,067	0,94	5,5 °
	wach	0,581—1,121	0,649—1,099	0,145—0,186	0,71—0,81	6,5—7,2 °

24 Stunden. In reinem Wasserstoff lebt die winterschlafende Fledermaus 2 Stunden und kann selbst bei einem Luftdruck von $^1/_{40}$ bis $^1/_{80}$ Atmosphäre einige Zeit aushalten.

Nach KOENINCK (138) entwickelt die schlafende Fledermaus in reinem Wasserstoff pro Kilogramm Körpergewicht und Stunde 0,267 bis 0,838 g Kohlensäure, während die Kohlensäureabgabe des schlafenden Tieres sonst nur 0,082—0,086 g pro kg und Stunde beträgt. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die große Kohlensäureabgabe im ersten Falle den Ausdruck der bei der anaëroben Lebensweise auch bei anderen Tieren nachgewiesenen Spaltung ohne Sauerstoffaufnahme darstellt.

Beim Erwachen steigt die Temperatur des Tieres innerhalb weniger Stunden auf die normale Höhe der homoiothermen Tiere an, und zwar findet die schnellste Zunahme statt, wenn das Tier eine Körpertemperatur von etwa 15—17 ° C schon erreicht hat (HORWATH,

108, 109). Hierbei zeigt sich das eigentümliche Verhalten, daß die Temperatur in der Mundhöhle viel schneller als im Rectum ansteigt, so daß Differenzen von mehreren Graden, bis zu 18—19 ° C (Valentin, Quincke, 214, Dubois, 65) beobachtet werden können (Fig. 12). Möglicherweise ist diese Erscheinung dadurch zu erklären, daß die Gefäßverengerung im Hinterkörper länger dauert als im Vorderkörper (Dubois). Im Winterschlaf selber beträgt die betreffende Differenz nur etwa 1—3 ° C, bei sehr tiefem Schlafe noch weniger und kann im wachen Zustande bis auf 5 ° C ansteigen (Valentin).

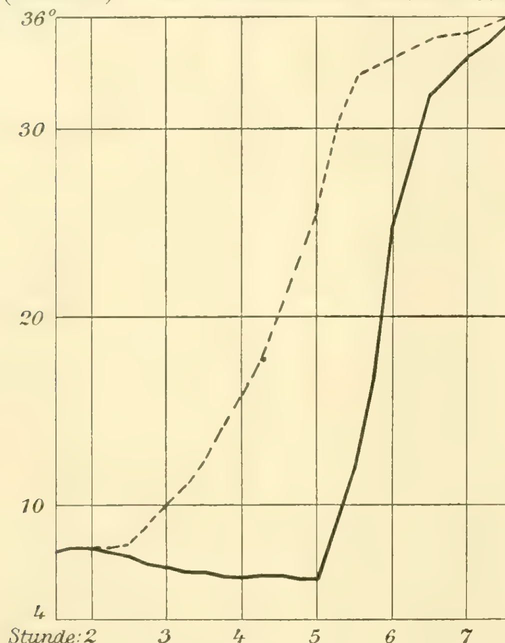


Fig. 12. Die Körpertemperatur eines Murmeltieres beim Erwachen, nach Dubois. ----- die Mundtemperatur, ——— die Rectaltemperatur.

Ueber den Eiweißumsatz des Murmeltieres gibt Nagai an, daß die N-Abgabe im Harn im Winterschlaf 0,0255 g pro Tag beträgt; beim wachen, hungernden Tiere war sie 0,1065 g und beim wachen Tier im Stickstoffgleichgewicht 0,2174 g.

Der Winterschlaf dauert bei verschiedenen Arten verschieden lange, beim Murmeltiere 5 — 6 Monate, beim Igel und Ziesel 3 bis 4 Monate, sowie beim Hamster, Siebenschläfer, Haselmaus usw. 2 bis 3½ Monate.

Das Erwachen wird normalerweise wohl durch die eintretende wärmere Temperatur, durch die Aufzehrung der im Körper aufgespeicherten Reservenahrungsmittel, durch das Bedürfnis nach der Harn- und Kotentleerung usw. hervorgerufen. Daß die äußeren Faktoren nicht allein wirksam sind, folgt daraus, daß Murmeltiere, die zusammen überwintern, nicht gleichzeitig erwachen.

Beim Erwachen steigt der respiratorische Quotient wieder auf die normale Höhe an; der Gaswechsel ist erheblich gesteigert und erreicht einen größeren Umfang als im wachen Zustande, was angesichts der schnell stattfindenden Erwärmung des Tieres leicht verständlich ist. Hierbei sinkt der Glykogengehalt des Tieres schnell und stark herab; indessen genügt dieser Zerfall des Glykogens an und für sich nicht, um die stattfindende Erwärmung des Tieres zu erklären, sondern hierzu ist noch eine lebhafte Fettverbrennung notwendig (Weinland und Riehl, 298, p. 89).

Diese vermehrte Verbrennung erfolgt ohne Zweifel in den Muskeln, was direkt daraus hervorgeht, daß das erwachende Tier (Haselmaus, Pembrey und White, 203) an Schüttelfrost leidet und unter verstärkter Atmung dabei bleibt, bis die normale Temperatur

erreicht ist. Ohne Zittern bekommt das Murmeltier seine normale Temperatur überhaupt nie wieder (PEMBREY, 198; BERNINZONE, 28).

Ueber die nächste Ursache des Winterschlafes sind wir noch lange nicht im klaren. In erster Linie würde man ja daran denken, daß der Winterschlaf gerade unter dem Einfluß einer niederen Außentemperatur einträte, und diese Auffassung ist auch vielfach vertreten worden. Indessen können die winterschlafenden Tiere trotz des Fehlens von Kälte einschlafen. So berichtet HORWATH (112, p. 209) über Ziesel, die im Sommer in Winterschlaf verfielen; desgleichen erwähnt MARÈS (167, p. 319) Ziesel und Hamster, deren Winterschlaf im September bei einer Außentemperatur von 16° C begann, andere Exemplare waren den ganzen Winter über wach geblieben, obwohl das Thermometer wiederholt unter Null gesunken war. BERTHOLD (30) hielt Haselmäuse den ganzen Winter über im warmen Zimmer, und dennoch schliefen die Tiere ununterbrochen fort. Dasselbe beobachtete MERZBACHER (178) an Fledermäusen bei einer Zimmertemperatur von 14—16° C.

Nach SAISSY (65) läßt sich der Winterschlaf künstlich hervorrufen, wenn die umgebende Temperatur auf etwa 10—6° C gehalten wird und gleichzeitig der Gaswechsel im Raume, in dem sich das Tier befindet, in genügendem Grade herabgesetzt wird.

Bei einer Temperatur von etwa 0° erwachen die Winterschläfer (MANGILI, 65) und ihre Wärmebildung nimmt nun in hohem Grade zu. Hier begegnet uns eine durchgreifende Differenz den poikilothermen Tieren gegenüber: wenn diese sich einmal wegen einer niedrigen Außentemperatur im Schlafzustande befinden und diese Temperatur noch weiter absinkt, so erwachen sie nicht, sondern kühlen sich ununterbrochen weiter ab, bis sie endlich sterben.

Die Erfahrungen über die Art und Weise, wie der Winterschlaf hervorgerufen wird, sind also noch lange nicht genügend, um uns eine bestimmte Vorstellung über seine Ursachen geben zu können. Daß er jedenfalls in gewissen Beziehungen zum zentralen Nervensystem stehen muß, dürfte vom allgemein-physiologischen Standpunkte aus als ziemlich sicher erachtet werden können. Das Nervensystem der winterschlafenden Säugetiere büßt unter dem Einfluß einer etwas niedrigeren Außentemperatur im Verein mit anderen, uns noch nicht genügend bekannten Umständen sein Vermögen ein, in der gewöhnlichen Weise die Vorgänge bei der Wärmeregulierung zu beherrschen. Das Tier wird sich also von nun an wie ein poikilothermes Tier verhalten, indes mit dem gewaltigen Unterschied, daß die nervösen Zentralorgane in jedem Moment bereit sind, das augenblicklich verloren gegangene Wärmeregulationsvermögen wieder zu entfalten, und zwar, wie aus der soeben erwähnten Tatsache ersichtlich, selbst wenn die Temperatur auf Null herabsinkt.

Nach einigen Erfahrungen, die MERZBACHER (178) an Fledermäusen gemacht hat, tritt bei gewissen Winterschläfern wenigstens (Fledermaus) auch im Sommer, jedesmal wenn sie einschlafen, eine bedeutende Erniedrigung der Körpertemperatur auf, was der erwähnte Autor geneigt ist, als Ausdruck eines „Winterschlafes“ aufzufassen. Jedenfalls bezeugt dies das Vorhandensein einer großen Labilität in den Funktionen der wärmeregulierenden Mechanismen und bildet also gewissermaßen eine Bestätigung des oben entwickelten Gedankenganges.

Auf Grund der nach Ausschaltung verschiedener Teile des zentralen Nervensystems bei der Fledermaus noch erscheinenden Reflexe schließt Merzbacher (177) ferner, daß beim tiefsten Winterschlaf nur das Rückenmark tätig ist, sowie daß bei dem gewöhnlichen, etwas oberflächlicheren Winterschlaf außerdem noch das Kopfmark hinzukommt.

In Ueberstimmung damit steht die Erfahrung von Dubois (65, p. 175), daß vom Gehirn wenigstens das Großhirn, der Streifhügel, der Sehhügel und die Vierhügel für den Winterschlaf ganz gleichgültig sind.

Uebrigens müssen nicht allein die nervösen Zentralorgane, sondern auch sämtliche Organe des Körpers beim Winterschläfer eine wesentlich andere Beschaffenheit haben, wie bei den übrigen homoiothermen Tieren, denn unter den letzteren findet sich wohl kein einziges, das, ohne zu sterben, eine so niedrige Temperatur ertragen könnte, wie die, welche die Winterschläfer ohne Schaden erdulden. Der ganze Körper des Winterschläfers vereinigt also in einer seltsamen Weise und in einem großen Umfange die Eigenschaften der homoiothermen und der poikilothermen Tiere.

VI. Die Größe der Wärmebildung in absolutem Maße bei verschiedenen Tieren.

Zurzeit ist es noch kaum möglich, die absolute Größe der Wärmebildung bei verschiedenen Tieren in gebührendem Umfange zu studieren, denn die bisher vorliegenden hierher gehörigen Erfahrungen beziehen sich nur auf wenige Tierarten, und bei den meisten unter diesen liegen außerdem nur vereinzelte Beobachtungen vor.

Es ist daher auch bei weitem nicht meine Absicht, den kühnen Versuch zu wagen, Standardzahlen für die Wärmebildung bei den Vertretern verschiedener Tierklassen aufzustellen, und ich werde mich mit der viel bescheideneren Aufgabe begnügen, die Wärmebildung bei den homoiothermen und den poikilothermen Tieren, soweit dies überhaupt möglich ist, zu vergleichen.

Wie oben bemerkt (p. 39), ist die Wärmebildung, bei den homoiothermen Tieren wenigstens, unter sonst gleichen Umständen pro Kilogramm Körpergewicht um so größer, je kleiner das Tier ist. Wir müssen daher versuchen, nur Tiere von gleichem Körpergewicht untereinander zu vergleichen.

Alle folgende Zahlen beziehen sich auf die Wärmebildung pro Kilogramm und 24 Stunden.

Da der Einfluß der Nahrungsaufnahme sich durch eine mehr oder minder stark hervortretende Zunahme der Wärmebildung kundgibt, ist es bei dieser Zusammenstellung angezeigt, vor allem Versuche an hungernden Tieren zu benutzen. Da ferner der Stoffwechsel sowohl bei den homoiothermen als bei den poikilothermen Tieren von der umgebenden Temperatur in hohem Grade beeinflußt wird, muß auch diese beobachtet werden. Um für den Kaltblüter keine zu niedrigen Zahlen zu bekommen, ist es unzweifelhaft am richtigsten, solche Temperaturen zu benutzen, bei welchen dieser seine größte Tätigkeit entfaltet, denn dabei nähert er sich doch wohl am meisten dem Warm-

blüter, bei welchem dank seiner Eigentemperatur die Organe sich immer auf der Höhe ihrer Leistungsfähigkeit befinden.

In der folgenden Tabelle habe ich die Größe der Wärmebildung bei den zum Vergleich mit den übrigen Tieren dienenden Säugetieren zusammengestellt. Sämtliche Versuche beziehen sich auf hungernde Tiere; die Temperatur betrug in den meisten Fällen etwa 16° C; nur bei No. 11 und 12 war sie 30° C; bei diesen beiden Versuchen wie in No. 14 (Temperatur 7° C) sind die Kalorien aus der Kohlensäureabgabe berechnet unter der Annahme, daß 1 g Kohlensäure rund 3 Kal. entsprechen.

No.	Tierart	Körpergewicht	Kalorien pro kg u. 24 Stdn.	Autor
1	Mensch	70,0	24,0	—
2	Hund	31,2	35,68	Rubner, 230, p. 7
3	"	24,0	40,91	do.
4	"	19,8	45,87	do.
5	"	18,2	46,20	do.
6	"	9,61	65,16	do.
7	"	6,50	66,07	do.
8	"	3,19	88,07	do.
9	Kaninchen	2,033	51,9	Rubner, 233, p. 274
10	Meerschweinchen	0,586	153,2	Rubner, 230, p. 15
11	"	0,223	128,2	Rubner, 230, p. 18
12	"	0,206	141,1	do.
13	Maus	0,117	227,0	Pembrey-Spriggs (201a)
14	Weiße Maus	0,013	639,0	Pott (210)

Bei den oben erwähnten Monotremen und Marsupialiern fand Martin (168) bei 10° bezw. 4—8° C Lufttemperatur die in der folgenden Tabelle angegebene, aus der Kohlensäureabgabe nach dem Reduktionsfaktor 3 Kal. pro Kilogramm berechnete Wärmebildung in Kalorien.

Tier	Körpergewicht kg	Kalorien pro kg und 24 Stunden bei 10° C	Kalorien pro kg und 24 Stunden bei 4—8° C
Ornithorhynchus	0,693	52	79
Echidna I	3,12	144	177
" II	1,67	106	123
" III	2,30	—	171
Dasyurus	0,65	50	76
Bettongia	1,63	84	123
Trichosurus	2,16	79	113

Ein genaue Vergleichung dieser Bestimmungen mit den in der ersten Tabelle auf p. 79 aufgenommenen läßt sich nicht durchführen, weil letztere größtenteils bei einer Temperatur von etwa 16° C ausgeführt sind, während sich die Zahlen für die Monotremen und Marsupialier auf eine Außentemperatur von 10° bezw. 4—8° C beziehen und also etwas zu hoch sind. Die *Echidna* I mit einem Körpergewicht von 3,12 kg hat bei 10° eine Wärmebildung von 144 Kal., also eine wesentlich größere als der Hund No. 8 von 3,19 kg Körpergewicht mit 88 Kal. Auch *Echidna* II von 1,67 kg und *Trichosurus* von 2,16 kg haben bei 10° eine Wärmebildung (106 bezw. 79 Kal.), die

keineswegs als abnorm gering bezeichnet werden darf. Dagegen ist die Wärmebildung bei *Bettongia*, und ganz besonders bei *Ornithorhynchus* und *Dasyurus*, angesichts ihrer geringen Körpergröße, als sehr klein zu erachten.

Das vorliegende Material ist noch zu wenig umfangreich, um bestimmte Schlußfolgerungen zu gestatten; die angeführten Zahlen scheinen indessen in einem gewissen Grade darauf hinzuweisen, daß sich die betreffenden Tiere auch in bezug auf die Größe der Wärmebildung etwas von den übrigen Säugetieren unterscheiden.

Ein waches, kleines, hungerndes aber sehr lebhaftes Murmeltier von 1,558 kg Körpergewicht zeigte, nach der Kohlensäureabgabe berechnet, eine Wärmebildung von 94,8 Kal. pro Kilogramm und 24 Stunden, ein anderes von 2,685 kg Körpergewicht eine von 52,6 Kal. — also eine Wärmeproduktion, die mit derjenigen bei anderen Säugetieren von gleicher Größe ganz gut übereinstimmt. Ebenso folgt aus den Bestimmungen von Pembrey und White (202, 203) an der Haselmaus und der Fledermaus, daß diese Tiere im wachen Zustande eine Wärmeproduktion haben, die, pro Kilogramm und 24 Stunden berechnet, mehrere Hundert Kalorien beträgt und also von derselben Größe ist wie die Wärmeproduktion bei der weißen Maus (vgl. Tab. p. 79, No. 14). Auch vom Ziesel gilt dasselbe; nach Marès (167) beträgt dessen Kohlensäureabgabe im wachen Zustande pro Kilogramm und Stunde 3,949 g, d. h. pro Kilogramm und 24 Stunden etwa 284 Kal. — was bei einem Tiere von 0,208 kg Körpergewicht gar nicht klein ist.

Die winterschlafenden Säugetiere haben also im wachen Zustande eine Wärmebildung, die der bei anderen Säugetieren von gleicher Körpergröße ziemlich gut entspricht, und verhalten sich daher ganz wie diese.

Im Winterschlaf ist dagegen die Wärmebildung in hohem Grade herabgesetzt, wie aus dem oben p. 75 angeführten Zahlen für den Stoffwechsel ersichtlich ist. Selbst wenn wir als Brennwert für 1 g Kohlensäure die Zahl 3,37 Kal. benutzen, ergibt z. B. der Versuch von Nagai am Murmeltier bei tiefem Schlaf kaum 3 Kal. pro Kilogramm und 24 Stunden.

Ueber die Wärmebildung bei den Vögeln können wir aus den Untersuchungen von Regnault und Reiset (218) über den respiratorischen Gaswechsel einen vorläufigen Aufschluß erhalten. Ich habe die Beobachtungen unter der Annahme, daß 1 g Sauerstoff = 3,28 Kal. ist, berechnet, und dabei die in folgender Tabelle aufgenommenen Zahlen für die Wärmebildung pro Kilogramm und 24 Stunden gefunden:

No.	Tierart	Körpergewicht kg	Kalorien pro kg und 24 Stunden
1	Huhn	1,626	83
2	„ Hunger	1,513	67
3	„ jung	0,978	114
4	„ jung, Hunger	0,921	93
5	Grünfink	0,025	895
6	Kreuzschnabel	0,029	863
7	Sperling	0,022	755
8	Junger Grünfink	0,018	1106

Bei einem Kanarienvogel von 0,017 kg Körpergewicht fand Pott, pro Kilogramm und 24 Stunden berechnet, eine Wärmebildung von

655 Kal., und bei 2 Sperlingen von 0,024 kg Körpergewicht eine Wärmebildung von 560 Kal.

So viel sich aus diesen Zahlen schließen läßt, dürfte man sagen können, daß die Wärmebildung bei den Vögeln etwa von demselben Umfange ist wie bei Säugetieren von entsprechender Größe. Dagegen ist das vorliegende Beobachtungsmaterial noch viel zu wenig umfassend, um bestimmte Schlüsse in bezug auf die Frage, ob die hohe Körpertemperatur der Vögel auf eine verhältnismäßig starke Wärmebildung oder auf einen verhältnismäßig geringen Wärmeverlust zurückzuführen ist, zu gestatten.

Bei den von VERNON (288, 289) untersuchten Kaltblütern ist die Wärmebildung, wenn wir, um nicht zu geringe Werte zu erhalten, annehmen, daß die gesamte Kohlensäure Fett entstammt und also 1 g CO_2 = 3,37 Kal. ist, bei einer Außentemperatur von 30° C, wie folgt:

No.	Tierart	Körpergewicht kg	Kalorien pro kg und 24 Stunden
1	*Rana temporaria*	0,030—0,050	44
2	„ *esculenta*	0,030—0,050	14
3	*Bufo vulgaris*	0,077—0,029	58
4	*Amblystoma*	0,014—0,018	25
5	*Molge*	0,009	37
6	*Anguis fragilis*	0,014—0,015	16
7	*Periplaneta orientalis*	0,00043	103
8	*Helix pomatia*	0,004—0,005	14
9	*Lumbricus*	0,006	18

Die kalorimetrischen Messungen von KREHL und SOETBEER (140) ergaben bei 37° C:

No.	Tierart	Körpergewicht kg	Kalorien pro kg und 24 Stunden
10	*Lacerta*	0,110	36
11	*Rana mugiens*	0,600	23
12	*Alligator*	1,380	11
13	*Uromastix*	1,250	10

Aus den Untersuchungen von REGNAULT und REISET (218) über den respiratorischen Gaswechsel erhalten wir unter anderem (1 g Sauerstoff = 3,53 Kal.):

No.	Tierart	Körpergewicht kg	Kalorien pro kg und 24 Stunden
13a	Frosch	0,064	7
14	Salamander	0,021	7
15	Eidechse, wach	0,021	16
16	Maikäfer	0,001	91
17	Seidenwürmer	0,001	99
18	Regenwürmer	?	9

Diese Versuche fanden bei 15—23° C statt.

Aus POTTS Untersuchungen seien folgende Zahlen (1 g CO_2 = 3,37 Kal.) hier zusammengestellt; Temperatur etwa 19—21° C:

No.	Tierart	Körpergewicht kg	Kalorien pro kg und 24 Stunden
19	*Rana temporaria*, alt	0,014	29
20	„ „ jung	0,001	103
21	*Bufo variabilis*, alt	0,015	35
22	„ *cineraria*, alt	0,049	27
23	Mistkäfer	0,00032	91
24	Fuchsschmetterling	0,000015	120
25	Blattwanze	0,00005	172

Ferner erhalten wir aus den Untersuchungen von JOLYET und REGNARD (No. 26—31) wie aus denen von KNAUTHE (No. 32—33) für die Wärmebildung bei den Fischen und Krustaceen folgende Zahlen:

No.	Tierart	Körpergewicht kg	Kalorien pro kg und 24 Stunden
26	*Cyprinus auratus*	0,130	5
27	„ „	0,033	6
28	*Astacus fluviatilis*	0,031	5
29	*Octopus vulgaris*	2,310	5
30	*Homarus vulgaris*	0,315	8
31	*Palaemon squilla*	0,395	15
32	Karpfen	0,265	19
33	„	0,112	19

Die Temperatur betrug bei No. 26—31 etwa 12—15° C, bei No. 32 und 33 etwa 17—22° C. Die Kalorien sind unter der Voraussetzung berechnet, daß 1 g verbrauchter Sauerstoff = 3,53 Kal. ist — was einen entschieden zu hohen Wert ergibt, da hier vorausgesetzt wird, daß im Körper nur Kohlehydrate an der Wärmebildung teilgenommen haben.

Die vorliegenden Angaben sind, auch wenn die hier nicht aufgenommenen mitberücksichtigt würden — was ich der Raumersparnis wegen unterlassen habe — lange nicht zur Erörterung der Frage genügend, ob sich charakteristische Differenzen in bezug auf die Wärmebildung bei verschiedenen Klassen und Ordnungen der poikilothermen Tiere vorfinden. Dagegen gehen aus ihnen mit aller Deutlichkeit zwei Resultate von großer Bedeutung hervor, nämlich erstens, daß bei gleicher Temperatur die Wärmebildung pro Kilogramm Körpergewicht bei sehr kleinen Kaltblütern entschieden größer ist als bei den größeren. Unter den Versuchen bei 30° C finden wir, daß Tiere, deren Körpergewicht größer ist als 1 g, eine durchschnittliche Wärmebildung von höchstens 58 Kal. (No. 3) pro Kilogramm und 24 Stunden haben, während die Wärmebildung bei der *Periplaneta* 103 Kal. beträgt. Und diese große Differenz wird nicht wesentlich verändert, wenn der hier benutzte kalorische Reduktionsfaktor für die Kohlensäure durch einen anderen ersetzt werden würde.

Unter den Versuchen bei etwa 15—22° C (No. 13a—33) finden wir ganz dasselbe. Die durchschnittliche Wärmebildung bei Tieren von mehr als 1 g Körpergewicht beträgt hier 5—35 Kal., während bei den Tieren von 1 g Körpergewicht und weniger eine Wärmebildung von 91—172 Kal. beobachtet worden ist (vgl. oben p. 39).

Zweitens geht mit absoluter Gewißheit aus diesen Zahlen hervor, daß die Wärmebildung bei den poikilothermen Tieren wesentlich geringer ist als bei den homoiothermen. In dieser Hinsicht werde ich kein besonderes Gewicht auf die bei niedrigeren Temperaturen gemachten Beobachtungen legen, da die betreffenden Tiere dabei ihre völlige Leistungsfähigkeit nicht entfalten können. Die Beobachtungen bei einer Temperatur von 30—37° C (No. 1—13) sind aber in dieser Hinsicht um so lehrreicher. In Gruppen nach der Körpergröße geordnet, ergeben sie folgendes:

No.	mittleres Körpergewicht kg	Kalorien pro kg und 24 Stunden Mittel	Grenzwerte
12, 13	1,315	11	10—11
11	0,600	23	—
10	0,110	36	—
1, 2, 3	0,077—0,029	39	14—58
4, 6	0,018—0,014	21	16—25
5	0,009	37	—
8, 9	0,006—0,004	16	14—18
7	0,00043	103	—

Ein Vergleich mit der Wärmebildung bei Säugetieren und Vögeln von entsprechender Größe (vgl. die Tabellen p. 79, 80) zeigt, daß ein Kaninchen von 2 kg Körpergewicht eine Wärmebildung von 51 Kal., ein hungerndes junges Huhn von 0,921 kg Körpergewicht eine Wärmebildung von 93 Kal., kleine Vögel von 0,025—0,022 kg Körpergewicht eine von 755—895 Kal. haben. Bei den letzteren ist also die Wärmebildung etwa 40mal größer als bei den ungefähr gleich schweren *Amblystoma* und *Anguis.*

Der Unterschied zwischen den homoiothermen und den poikilothermen Tieren liegt also nicht allein in der Art und Weise, wie sich die Wärmebildung bei verschiedener äußerer Temperatur verhält bezw. in dem bei den Kaltblütern fehlenden Schutz gegen Wärmeverlust usw., sondern beruht außerdem noch zum großen Teil darauf, daß die poikilothermen Tiere selbst unter den günstigsten Umständen es nicht vermögen, auch nur annäherungsweise eine so große Wärmemenge zu bilden, wie dies bei den homoiothermen Tieren der Fall ist.

VII. Die Einwirkungen der Temperatur auf den Tierkörper.

1. Die Temperaturgrenzen des Lebens.

Wenn ich von den Temperaturgrenzen des Lebens spreche, so verstehe ich darunter nicht die Höhe der umgebenden Temperatur, bei welcher das Leben noch latent oder manifest fortdauern kann, sondern die Höhe der Temperatur des Körpers selbst, bei welcher das Leben noch möglich ist bezw. der Körper von einer Art Scheintod ins Leben zurückgerufen werden kann.

Hier muß also entweder die Temperatur des Tieres durch direkte Messung festgestellt werden, oder auch müssen die Versuche so angeordnet sein, daß vollständig bindende Beweise für die Identität der Temperatur des Tierkörpers mit der des umgebenden Mediums vorliegen, denn es kann zutreffen und hat in der Tat zugetroffen, daß ein in einem Eisblock eingefrorenes Geschöpf, dank seiner Wärmebildung, etwas wärmer als der Eisblock gewesen ist, und am Menschen besitzen wir ja außerordentlich zahlreiche Erfahrungen darüber, daß die Körpertemperatur etwa unverändert bleiben kann, obgleich die Temperatur der umgebenden Luft sehr hoch darüber ansteigt.

Ich werde daher hier nur solche Beobachtungen besprechen, wo die Versuche unter Beachtung der hier angedeuteten Vorsichtsmaßregeln durchgeführt worden sind, und fange mit den Erfahrungen über die untere Grenze des Lebens an.

Im Jahre 1898 wies Kodis (137) auf die Leichtigkeit hin, mit welcher Tiere und Pflanzen unterkühlt werden können. Der aus dem Körper ausgeschnittene Froschmuskel läßt sich mehrere Grade, bis zu

— 18 ^{0} C, unter seinem Gefrierpunkt abkühlen und kehrt dann plötzlich genau zu dem wirklichen Gefrierpunkt des Muskels zurück. Dabei ist der unterkühlte Muskel nicht gefroren, sondern normal, halbfest, weich und durchsichtig.

Bleibt dagegen die Temperatur einige Zeit konstant auf dem Gefrierpunkt, so zeigt die Untersuchung immer einen festen, undurchsichtigen, gefrorenen Muskel.

Ebenso leicht lassen sich Gewebe, welche das Wasser in Vakuolen und Kapillaren enthalten, wie z. B. verschiedene Pflanzen, unterkühlen.

Auch gelang es KODIS, Frösche, Schlangen, Wasserkäfer, Krebse usw. bis zu — 10 ^{0} C zu unterkühlen. Nach erfolgter Unterkühlung begegnete es keinen Schwierigkeiten, die Tiere zur normalen Temperatur zurückzubringen, ohne sie gefrieren zu lassen. Dabei verhielten sich die Tiere ganz wie vor der Abkühlung, bewegten sich und reagierten auf äußere Reize wie vorher.

Auch die Gewebe der warmblütigen Tiere konnten unterkühlt werden, obgleich diese Tiere, schon lange bevor ihre Temperatur auf Null Grad herabgesunken ist, sterben.

Sehr eingehend hat gleichzeitig mit dem genannten Autor BACHMETJEW (12—16) die Erscheinungen der Unterkühlung und die in Zusammenhang damit stehenden Fragen an Insekten untersucht.

Wenn ein Insekt einer stärkeren Abkühlung ausgesetzt wird, so sinkt dessen Temperatur allmählich ab, bis weit unter 0 ^{0} C. In einem gewissen Moment steigt dann, trotz der fortdauernden niedrigen Temperatur der Umgebung, die Temperatur des Tieres plötzlich an und erreicht einen ziemlich hohen Wert, auf welchem sie eine Zeitlang bleibt, bis sie bei fortgesetzter Abkühlung wieder absinkt. Vgl. die schematische Darstellung BACHMETJEWS Fig. 13. Mit BACHMETJEW werden wir den Punkt, bei welchem die plötzliche Steigerung anfängt, als den kritischen Punkt und letztere als den Sprung bezeichnen.

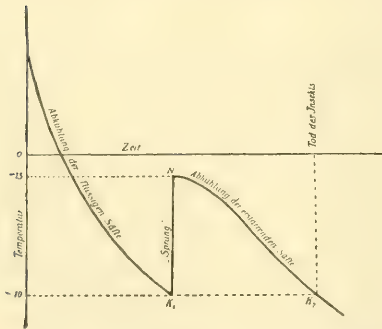


Fig. 13. Schema über die Temperaturvariationen bei den Insekten bei Abkühlung, nach BACHMETJEW.

Der kritische Punkt stellt natürlich diejenige Temperatur dar, bis zu welcher die Säfte des Insektenkörpers unterkühlt werden können, ehe die Erstarrung anfängt. Bei eintretender Erstarrung steigt die Temperatur des Tieres auf diejenige Temperatur an, die dem Gefrierpunkt desselben entspricht. Da nun aber die Temperatur des Tieres danach eine Zeitlang unverändert bleibt, während die Umgebung fortwährend die frühere niedrige Temperatur hat, muß das Erstarren der Säfte nach dem Sprunge noch fortdauern, d. h. im Moment des Sprunges gefror nur ein Teil der Säfte, und erst nach einer gewissen Zeit war das Gefrieren vollendet; erst dann begann der bereits erstarrte Saft sich weiter abzukühlen.

Als Beispiel dieser Erscheinung sei folgender Versuch am Schmetterling *Aporia crataegi* hier mitgeteilt:

Zeit	Temperatur der umgebenden Luft	Temperatur des Tieres
2^h8	+ 2,3	+ 8,2
2^h25	— 12,0	— 6,7
2^h26		— 7,4
2^h27	— 12,5	— 8,0
$2^h27^1/_2$		— 0,8
2^h28	— 12,3	— 0,8
2^h31		— 1,0
2^h45		— 6,0
2^h46	— 11,9	— 6,5

Das Tier lebte bei Zimmertemperatur auf.

Wird das Tier sogleich nach dem Sprung in Zimmertemperatur gebracht, so bleibt es unbedingt am Leben, d. h. es vermag die Unterkühlung seiner Säfte vollständig zu ertragen.

Die Temperatur des kritischen Punktes zeigt sowohl bei verschiedenen Arten als auch bei verschiedenen Individuen derselben Art nicht ganz geringe Variationen, und zwar sind die Grenzwerte für Schmetterlinge — 12,8 (*Vanessa levana*) und — 1,7 (*Aporia crataegi, Vanessa atalanta*), für Käfer — 8,6 (*Carambyx scopoli*) und — 2,4 (*Dorcadion*), für Puppen — 10,5 (*Aporia crataegi*) bis — 5,2 (*Sphinx pinastri*) usw.

Der beim Sprunge erreichte normale Erstarrungspunkt der Säfte betrug in den meisten Fällen etwa — 1 bis — 2° C, konnte aber bei einigen Individuen auf — 5° und sogar tiefer herabsinken.

Bei nochmaliger, nach dem Sprunge stattfindender Abkühlung etwa bis auf den kritischen Punkt verliert das Tier in der Regel das Vermögen, wiederhergestellt zu werden; andererseits kann es in der Regel ins Leben zurückgerufen werden, wenn bei der wiederholten Abkühlung der kritische Punkt nicht wieder erreicht wird.

Unter 153 hierhergehörigen Beobachtungen von Bachmetjew finden sich aber 24 Ausnahmen von diesen Regeln, weshalb sie, wie auch der Autor selbst zugibt (15, p. 88), nur für eine gewisse mittlere Abkühlungsgeschwindigkeit gültig sind. Außerdem ist die Lage des kritischen Punktes von der Entwicklungsstufe, dem Geschlecht, der Nahrungsaufnahme, dem Wassergehalt des Tieres, der Zeit, während welcher das Tier sich bei der niederen Temperatur befindet, usw. abhängig.

In bezug auf die zahlreichen, von Bachmetjew beobachteten Einzelheiten muß auf seine Arbeiten verwiesen werden.

Wie erwähnt, fanden sich unter Bachmetjews Versuchen eine Anzahl, wo das Gesetz nicht zutraf, daß eine Wiederherstellung des Insektes nicht möglich war, wenn der kritische Punkt bei fortdauernder Abkühlung zum zweiten Mal erreicht wurde.

Ich habe diese Ausnahmen von einer sonst, wie es scheint, ziemlich allgemeinen Regel speziell hervorheben wollen, weil es mir schwer erscheint, gewisse von Pictet (209) mitgeteilten Beobachtungen mit dieser Regel in völlige Uebereinstimmung zu bringen.

Die Versuche wurden in der Weise ausgeführt, daß die Tiere in einen Raum gebracht wurden, dessen Wände bei einer niedrigen, nach Belieben zwischen + 10 und — 200° C zu variierenden Temperatur gehalten wurden. Wenn das Tier genügend lange in diesem Raum verblieb, mußte seine Temperatur endlich auf die des Raumes herabsinken. Die Frage ist nur, ob dies wirklich in allen Fällen stattfand.

PICTET hielt zahlreiche Bakterienarten, Diatomeen, Samen usw. bei einer immer niedrigeren Temperatur. In allen Fällen bekam er selbst bei der stärksten und am längsten dauernden (le plus prolongé) Abkühlung nur negative Resultate; die genannten Mikroorganismen entwickelten sich nach der Abkühlung in vollkommen normaler Weise. Aus den Sporen wuchsen die entsprechenden Bacillen; die Diatomeen entsandten ihre Pseudopodien wie vorher; die Samen keimten und erzeugten kräftige Pflanzen — und dennoch waren sie in der letzten Versuchsreihe von PICTET flüssiger Luft von fast — 200° C ausgesetzt gewesen. Auch MACFAYDEN (163a) konstatierte die hohe Widerstandskraft der Bakterien gegen starke Abkühlung. Selbst bei —252° C erlitten die Kulturen verschiedener Bakterienarten keine Veränderung.

Von PICTET wurden ferner Rotatorien und andere Infusorien in Eis eingefroren und bei — 80° bis — 90° C während 24 Stunden gehalten. Nach dieser Zeit waren sehr zahlreiche Individuen, aber nicht alle, gestorben. Dagegen ertrugen diese Tiere eine Kälte von — 60°.

Eine Schnecke war während mehrerer Tage (bien des jours) — 110 bis — 120° C ausgesetzt und konnte dennoch wiederbelebt werden.

Drei Scolopendren wurden zuerst (wie lange?) bei — 40° abgekühlt, ohne zu sterben; bei wiederholter Abkühlung auf — 50° C blieben sie immer noch am Leben. Eine Kälte von — 90° tötete sie alle drei.

Die Eier der Seidenraupe konnten eine Temperatur von — 40° ertragen und waren dennoch vollkommen entwicklungsfähig. Dagegen starben die Ameiseneier schon bei — 5° C.

Auch die poikilothermen Wirbeltiere zeigten eine merkwürdige Widerstandskraft gegen die Abkühlung. Verschiedene Süßwasserfische konnten auf — 8 bis — 15° C abgekühlt werden; sie waren so fest gefroren, daß sie sich wie Eis in kleine Stückchen zerbrechen ließen. Und dennoch waren sie nicht gestorben, sondern schwammen im Wasser umher, sobald das Eis geschmolzen war. Nach — 20° C war dagegen keine Wiederherstellung mehr möglich.

Frösche ertrugen eine Abkühlung auf — 28° C, starben aber in der Regel bei — 30 und — 35°. Ihre Eier waren noch nach langsam erfolgender Abkühlung auf — 60° entwicklungsfähig.

Eine Schlange lebte noch bei — 25° C, starb dagegen, wenn die Temperatur zum zweiten Mal auf — 35° sank.

Leider teilt PICTET im allgemeinen keine näheren Angaben darüber mit, wie lange die Tiere den betreffenden Kältegraden ausgesetzt gewesen sind, und wir können daher nicht ganz bestimmt wissen, ob die Körpertemperatur hier wirklich auf die Temperatur des Kühlraumes abgesunken war.

Indessen muß dies ganz sicher bei den Mikroorganismen und der Schnecke (vgl. oben) stattgefunden haben. Da es sich nicht gut denken läßt, daß bei diesen die Flüssigkeiten bis zu einer Temperatur von — 120 bis — 200° C unterkühlt werden können, so stellen diese Versuche, wie es scheint, den entscheidenden Beweis dafür dar, daß Tiere zum Leben wieder zurückgerufen werden können, selbst wenn sie auf eine Temperatur abgekühlt waren, die weit niedriger liegt als der kritische Punkt nach BACHMETJEWS Bezeichnung.

Die Gewebe der homoiothermen Tiere sind bei Abkühlung viel

weniger widerstandsfähig als die der poikilothermen und es zeigt sich außerdem noch, daß in dieser Hinsicht verschiedene Organe sich sehr verschieden verhalten.

Beim Kaninchen beobachtete Winternitz (299) folgendes:

1) Abkühlung auf 34 bis 31° C. Zitterbewegungen treten selbst auf forcierte Abkühlung nicht mehr regelmäßig ein; die Atmungsfrequenz nimmt beträchtlich ab.

2) Abkühlung auf 31 bis 29° C. Neigung zum Einschlafen. Die Reaktion nach einer schmerzhaften Hautreizung ist nur schwach oder ganz aufgehoben; ebenso die Pupillenreaktion bei starkem Licht.

3) Abkühlung auf 29 bis 26° C. Wenn das Tier in eine abnorme Lage gebracht wird, so verharrt es lange darin. Störungen in der Koordination der Muskelbewegungen; das Tier hockt zwar zumeist, oder vermag normal springend sich fortzubewegen, aber beim Hocken treten pendelnde Schwankungen des ganzen Körpers auf, und wird das Tier gestoßen, so taumelt es und findet nicht immer gleich seine ursprüngliche Haltung; versucht man die vorderen Extremitäten in eine andere Stellung zu bringen, so führt es sie zurück; dagegen beläßt es die hinteren Extremitäten, wenn man sie nach außen oder hinten abzieht, nicht selten in der ihnen beigebrachten Stellung.

4) Abkühlung auf 26 bis 22° C. Die Störungen nehmen beträchtlich zu, und bei diesen sind die Gefäßnervenzentren deutlich mitbeteiligt. Das Tier liegt soporös auf der Seite, versucht zuweilen sich aufzurichten, wobei die eine oder andere Extremität nachgeschleppt wird. Schwache Hautreizung, ja starke Temperaturreizung ruft keine Reflexe hervor. Der Blutdruck sinkt ab.

5) Abkühlung auf 22 bis 19° C. Daß Tier liegt soporös, macht nur einzelne unvermittelte Bewegungen, zeitweilig treten kurze, krampfartige Zuckungen im Kopfe oder in den Extremitäten auf. Bei starken taktilen Reizen ausgebreitete, aber sehr schwache Reflexe. Auch diese wie der Cornealreflex hören endlich auf. Die Atmung hört auf, und das Tier stirbt (vgl. auch Knoll, 136).

Bei der Abkühlung leiden also in ersten Linie die höchsten nervösen Zentren, und nur in einem fortgeschritteneren Stadium werden auch die für die Erhaltung des Lebens wichtigsten Zentren des Kopfmarkes gelähmt.

Beim Affen (*Macacus rhoesus*) in Aethernarkose hat Simpson (254) Wiederbelebungsversuche nach starker Abkühlung gemacht. Bei einer Rectaltemperatur von 16,8° C konnte der Herzstoß nicht mehr wahrgenommen werden; als die Temperatur auf 14° C herabgesunken war, machte das Tier zwei Atemzüge in der Minute. Nun wurde das Tier in einen auf etwa 42° erwärmten Raum gebracht. Innerhalb 7 Stunden stieg die Rectaltemperatur auf 37,7° C, und das Tier zeigte danach keine Störungen.

In zwei weiteren Versuchen starb das Tier wahrscheinlich an Aethervergiftung. In einem vierten Versuche sank die Rectaltemperatur auf 12,5° C, und das Tier starb.

Bei der Katze fanden Simpson und Herring (259), daß eine Wiederbelebung noch möglich ist, wenn die Rectaltemperatur des Tieres nicht tiefer als auf 16° C herabgesunken ist. Hier, wie beim Affen, ist indessen die künstliche Erwärmung des Tieres notwendig. Erst bei einer Rectaltemperatur, die höher ist als etwa 24° C, be-

ginnt die Tätigkeit der wärmeregulierenden Zentren; für den Affen scheint etwa dasselbe zu gelten.

Pictet hat (209, p. 303) folgenden Versuch am Hunde mitgeteilt. Der Hund wurde in den Kühlraum bei einer Temperatur von — 90 bis — 100 ° C gebracht und durch ein Zeugstück vor der direkten Berührung mit der Wand geschützt. Die Körpertemperatur des Tieres wurde in der Inguinalfalte bestimmt. Sogleich nach dem Einführen des Tieres in den Kühlraum steigen die Atmungsfrequenz und die Pulsfrequenz an, und innerhalb 12—13 Minuten zeigt das Thermometer eine Zunahme um 0,5 °. Nach weiteren 25 Minuten ist die Temperatur auf ihren ursprünglichen Stand herabgesunken; nach 40 Minuten beträgt die Temperatur noch 37 ° und sinkt im Laufe der folgenden halben Stunde nur um 0,5 °. Plötzlich tritt aber eine bedeutende Abnahme der Atmungsfrequenz ein und die Körpertemperatur sinkt schnell herab. Bei einer Körpertemperatur von 22 ° C wird das Tier herausgenommen; es ist nicht möglich, es wieder zu beleben.

Nach Horwath (110, p. 278) vertragen junge Hunde eine Körpertemperatur von 5 ° C und können sich selbst ohne jede künstliche Atmung erholen.

Was die Widerstandskraft des Menschen bei starker Abkühlung betrifft, so ergibt sich aus den hierhergehörigen Beobachtungen, daß der Mensch sich etwa auf dieselbe Weise wie die anderen schon besprochenen homoiothermen Tiere verhält. Die betreffenden Erfahrungen beziehen sich auf Individuen, die beim kalten Wetter in freier Luft eingeschlafen waren und bewußtlos aufgenommen wurden. Man kennt Fälle, wo die Körpertemperatur auf 22,5 (Janssen, 116), 24 (Reincke, 221) bezw. 24,7 ° (Nicolaysen, 190) gesunken war und dennoch nach zweckentsprechender Behandlung Genesung eingetreten ist. Es muß indessen auch bemerkt werden, daß der Tod nicht selten schon bei einer etwas höheren Körpertemperatur eintritt.

Die Eigenschaft der homoiothermen Tiere, ihre Körpertemperatur konstant zu erhalten, ist also mit einer höchst wesentlichen Abnahme der Widerstandskraft ihrer Gewebe gegen Abkühlung verbunden.

Wie oben bemerkt (p. 77), ertragen die winterschlafenden Säugetiere eine weit geringere Temperatur, die sich etwa dem Null-Grad nähert, und besitzen außerdem noch das Vermögen, ohne fremde Hilfe zu erwachen und sich auf die normale Temperatur der Säugetiere zu bringen. Indessen vermögen selbst diese Tiere bei weitem nicht die tiefen Temperaturen zu ertragen, welchen nach Pictets Erfahrungen die poikilothermen Wirbeltiere ausgesetzt werden können ohne zu sterben; auch diese Tiere haben also ihre homoiothermen Eigenschaften auf Kosten der Widerstandskraft der Gewebe gegen Abkühlung erkauft.

In bezug auf die obere Temperaturgrenze des Lebens teile ich zunächst nach einer Zusammenstellung von Davenport und Castle (61) folgende Angaben über wirbellose Tiere und einige niederen Pflanzen mit:

Art	Maximale Temperatur °C	Anmerkungen	Autor
Bakterien	45—70	Maximale Temperatur des Wachstums in Flüssigk.	COHN
Gärpilz	53	Feucht; Mittel	SCHÜTZENBERGER
Oscillatoriae	45		DE VRIES
Spirogyra	44		DE VRIES
Cladophora	45—60		SACHS
Versch. Pflanzenzellen	47—48		SCHULTZE
Aethalium	40	Plasmod. gest. nach 2 Min.	KÜHNE
Protozoen.			
Amoeba	40—45		KÜHNE
Actinophrys	42		SCHULTZE
Flagellata	40—60		BÜTSCHLI, STRASBURGER, DALLINGER
Stentor	44—50	Wärmestarre	CASTLE
Vorticellidae	41—42		SCHULTZE
Coelenterata.			
Actinia	38		FRENZEL
Beroë	40		DE VARIGNY
Mollusca.			
Verschiedene Species	30—40	Plötzlich erwärmt	FRENZEL
Pleurobranchaea	33	Allmählich erwärmt	„
Aplysia	33	Nach 3 Stunden gestorben	„
Eledone	35		„
Vermes.			
Turbellaria	44,5		SCHULTZE
Anguillulidae	44,5		SPALLANZANI
Rotifera	{45—48	Feucht	DOYÈRE
Tardigrada	{ 98	Trocken	BROCA
Diopatra	40	Plötzlich erwärmt	FRENZEL
Terebella	27—30	„ „	„
Crustaceen.			
Brachionus	47—48		SCHULTZE
Daphnia	33,5		PLATEAU
Cypris	47—48		SCHULTZE
Gammarus	36		PLATEAU
Asellus	43,5		„
Palaemon	26		FRENZEL
Verschiedene Species	34—38		DE VARIGNY
Arachnida.			
Verschiedene Species	38—46	Plötzlich erwärmt	PLATEAU
Insecta.			
Verschiedene Species	38—45		PLATEAU
Echinodermata.			
Verschiedene Species	30—40		FRENZEL

VERNON (291) hat bei einer großen Zahl Wirbellosen ähnliche Bestimmungen gemacht und dabei folgendes gefunden:

Art	Todestemperatur; Mittel	
	Frühling	Sommer
Coelenterata.		
Cestus Veneris	34,0	—
Carmarina hastata	36,9	—
Rhizostoma pulmo	39,4	40,7
Beroë ovata	36,4	36,3
Actinia equina	—	43,5
Anemone sulcata	—	40,9
Tunicata.		
Salpa africana	37,7	38,3
Echinodermata.		
Echinus microtuberculatus	—	39,0
Strongylocentrotus lividus	—	40,7
Mollusca.		
Pterotrachea coronata	42,3	—
Cymbulia Peronii	35,7	—
Tethys laporina	40,5	—
Octopus vulgaris	36,0	—
Vermes.		
Rhynchobolus siphonostoma	—	43,3
Arthropoda.		
Palaemon squilla	—	39,5

Aus diesen Zusammenstellungen folgt, daß unter den hier aufgenommenen Organismen gewisse Protisten die höchste Temperatur (bis zu 60 ° C) ertragen, sowie daß bei den wirbellosen Metazoen das Maximum der Temperatur etwa bei 45 ° C, bei den meisten aber etwa bei 40 ° oder darunter liegt. Hierbei ist indessen zu bemerken, daß wir bei den früheren Bestimmungen nicht immer bestimmte Garantien für die Uebereinstimmung der Temperatur der Umgebung mit der der Tiere haben.

Unter BACHMETJEWS Beobachtungen an Insekten seien folgende als Beispiele erwähnt. Bei einer Körpertemperatur von 38,5 ° war der Schmetterling *Saturnia pyri* noch ruhig, bei 38,9 ° wurde er aber aufgeregt. Als die Temperatur 43,4 ° überstieg, wurde das Tier matt und lag bei 45,8 ° bewegungslos da (15, p. 47). Der ganze Versuch dauerte 1 Stunde.

Bei *Deilepha elpenor* trat der Tod erst bei einer Körpertemperatur von 48,8 ° C ein.

Andere Insekten zeigten dagegen eine wesentlich geringere Widerstandskraft gegen hohe Eigentemperaturen.

Bei den Wirbeltieren sind von DAVENPORT und CASTLE folgende Beobachtungen zusammengestellt worden; ich habe dazu die von VERNON hinzugefügt.

(Siehe Tabelie p. 91.)

Nach KNAUTHE (133) sterben Barsche bei 23—25 ° C, jüngere Bachforellen im Januar bei 18—26 °, ältere noch nicht bei 27 ° C. Andere Fischarten ertrugen Temperaturen bis 37 °, wurden aber äußerst matt. Dementsprechend fanden MAUREL und LAGRIFFE bei

Art	Maximale Temperatur ° C	Anmerkungen	Autor
Fische	40	Lebten nur wenige Stunden	EDWARDS
„	33	Bei langsamer Erwärmung	BERT
„	27—38		DAVY
Amphioxus lanceolatus	41—42		VERNON
Serranus scribus	36		„
Mugil cephalus	38		„
Hippocampus	30	Lebte eine halbe Stunde	FRENZEL
„	39		VERNON
Salamandra	44		SPALLANZANI
Frosch	40—42		EDWARDS
„	44		SPALLANZANI
Kaninchen, Hund	44—45		OBERNIER

Fischen als höchste mit dem Leben vereinbare Temperatur 30 bis 32 ° C.

In unbewegtem Wasser ertrugen Barsch, Rotauge und Schleie bei langsam stattfindender Erwärmung eine Temperatur von etwa 29—30 ° C, bei schneller Erwärmung aber nur etwa 27—28 ° C.

Bei Fröschen beobachteten dieselben Autoren, daß bei 26—30 ° Aufregung eintrat, bei 31—33 ° waren die Tiere ruhiger, aber mit sichtlichem Unbehagen; bei 34—36 ° liefen sie bewußtlos umher, bei 37—39 ° erschien Koma mit Gleichgewichtsverlust, Zittern und Krämpfe. Ueber 39—40 ° lagen die Tiere scheintot; eine Erholung war nur dann möglich, wenn diese tödliche Temperatur nur kurze Zeit eingewirkt hatte.

Beim Menschen hat man bei gewissen Krankheiten sowie beim Sonnenstich sehr hohe Temperaturen, bis zu etwa 45 ° C beobachtet. Genesung ist sogar nach erreichten 43,6 ° C eingetreten (vgl. die Zusammenstellung bei RICHET, 225, p. 161). Für die nicht absolut tötliche Körpertemperatur des Menschen dürften daher etwa 44 ° C als die obere Grenze gelten.

Auch bei den Wirbeltieren bieten verschiedene Klassen und Ordnungen also nur verhältnismäßig geringe Variationen in bezug auf die obere Temperaturgrenze des Lebens dar. Bei den Warmblütern scheint sie etwa bei 45 ° C oder etwas höher zu liegen; bei den poikilothermen Wirbeltieren kann sie etwa bis auf 40 ° C ansteigen, scheint indessen in vielen Fällen wesentlich niedriger zu sein.

Diese obere Temperaturgrenze des Lebens fällt mit derjenigen Temperatur, bei welcher die Muskeln ihre Erregbarkeit verlieren, ziemlich nahe zusammen. Diese Temperatur beträgt nach den zahlreichen Versuchen VERNONS (290) an den Skelettmuskeln bei

	° C		° C
Rana esculenta	38,5—42,0	Landschildkröte	42,5—52,0
„ *temporaria*	35,5—39,5	Wasserschildkröte	43,5—45,5
Bufo	38,0—43,0	Schlange	40,5—43,5
Axolotl	36,0—39,5	Aal	37,5—41,0
Salamandra	35,0—39,0	Goldfisch	37,5—40,5

sowie an den Muskeln Wirbelloser bei

	° C		° C
Anodon	40,5—50,0	*Astacus*	31,5—38,5
Helix	45,0—50,5	*Dytiscus*	31,5—41,5
Planorbis	47,0—47,5	Regenwurm	34,5—39,5
Lymnaeus	41,0—44,5	Blutegel	40,5—49,5

Es gibt aber zahlreiche Erfahrungen, die da zeigen, daß in der Natur sowohl Pflanzen als Tiere im Wasser von noch höherer Temperatur leben können, wie aus folgender Zusammenstellung von Davenport und Castle ersichtlich ist:

Art	Temperatur °C	Ort	Autor
Chroococcus	51—57	Bentons heiße Quellen, Californien	Wood
Protococcus	90	Geysers, Lake Co., Cal.	Brewer, Wyman
Anabaena thermalis	57	Dax, warme Quelle	Serres
Leptothrix	44—54	Karlsbad, Quelle	Cohn
Oscillaria	54—68	Yellowstone National Park	Weed
,,	57	Algier, Constantine	Gervais
,,	60—65	Geysers, Lake Co., Cal.	Brewer
,,	60—65	Heiße Quellen, Arkansas	James
,,	75,5	Himalaya, heiße Quelle	Hooker
,,	81—85	Ischia, heiße Quelle	Ehrenberg [1])
,,	98	Island, heiße Quelle	Hooker
Paludina	50	Abano, Padua	de Blainville
Anguillulidae	81	Ischia, heiße Quelle	Ehrenberg
Stratiomys larva	69	Heiße Quelle, Gunneson Co., Colorado	Griffith

Auch wenn nicht alle diese Beobachtungen wegen fehlerhafter Bestimmung der wirklichen Temperatur des Wassers absolut richtig sind, so scheint aus ihnen jedenfalls hervorzugehen, daß lebende Wesen in heißen Quellen bei einer Temperatur leben können, die für andere Individuen derselben Gattung unbedingt tötend wäre.

Es müssen sich also diese Pflanzen und Tiere für das Leben bei hoher Temperatur von einer Generation zur anderen allmählich akklimatisiert haben.

Auch zeigen direkte Erfahrungen, daß selbst ziemlich hochstehende Arten allmählich dazu gebracht werden können, verhältnismäßig hohe Temperaturen ohne Schaden zu vertragen.

Dallinger (59) hielt Flagellaten auf einem warmen Ofen während mehrerer Monate. Mit einer Temperatur von 15,6° C anfangend, erhöhte er im Laufe von 4 Monaten die Temperatur um 5,5°; als sie dann die Höhe von 23° C erreicht hatte, litten die Tiere darunter in hohem Grade, erholten sich aber allmählich und 2 Monate später ertrugen sie eine Temperatur von 25,5°. Nun trat wieder ein Schwachheitszustand auf, und der Autor mußte, um die Tiere am Leben zu erhalten, die Temperatur etwas erniedrigen; durch sehr langsam stattfindende Erwärmung gelang es indesssen, es so weit zu bringen, daß die genannte Temperatur von 25,5° ertragen wurde. 8 Monate lang war es nicht möglich, die Temperatur selbst nur um $1/4$° zu erhöhen. Dessenungeachtet konnte der Versuch dennoch weitergeführt werden und im Laufe von mehreren Jahren gelang es Dallinger, seine Flagellaten dazu zu bringen, eine Temperatur von 70° C zu ertragen.

An Larven von *Bufo lentiginosus* haben Davenport und Castle entsprechende Versuche gemacht. Bei Kaulquappen, welche vom Ei an 28 Tage in Wasser von 25° C gehalten worden waren, trat die Hitzestarrre erst bei 43,5° C auf, während bei 15° gehaltene Quappen

1) Nach Hoppe-Seyler leben in den heißen Quellen zu Ischia keine Algen bei einer höheren Temperatur als etwa 60° C.

schon bei 40,3° in Starre gerieten. In 28 Tagen war also eine vermehrte Widerstandsfähigkeit von 3,2° C erworben, und zwar ohne daß eine Auslese durch den Tod der Individuen mitgewirkt hätte. Diese vermehrte Widerstandsfähigkeit ging auch nicht sogleich verloren, denn auf diese Weise akklimatisierte Kaulquappen, welche 17 Tage lang in einer Temperatur von 15° C lebten, gerieten erst bei 41,6° in Starre, also immer noch bei 1,3° mehr als dem Normalen entsprach.

Die soeben erwähnten Autoren stellen sich vor, daß die Fähigkeit der Organismen, höhere Temperaturen allmählich zu ertragen, durch eine Verminderung des Wassergehaltes des Protoplasmas bedingt sei und weisen in dieser Hinsicht auf die Versuche von Lewith (154, p. 351) hin, nach welchen die Gerinnungstemperatur bei Eiereiweiß immer höher ansteigt, je konzentrierter die Lösung ist. Darin liege auch die Erklärung der Tatsache, daß die trockenen Sporen der Bakterien eine Temperatur von 120—130° C ertragen, ehe sie sterben; daß die trockenen Sporen der Flagellaten in trockener Luft eine 10—27° C höhere Temperatur als im Wasser vertragen, daß Rotiferen und Tardigraden, welche im Wasser bei 50° C sterben, in trockenem Zustande bis auf 120° C erhitzt werden können usw.

2. Die Einwirkung der Temperatur auf die Verrichtungen des Körpers.

Es ist schon oben mehrmals darauf hingewiesen worden, daß die Lebensäußerungen der Organismen um so energischer werden, je höher die Temperatur, bis zu einer gewissen oberen Grenze, ansteigt. Eine nähere Besprechung der hierbei stattfindenden Einzelheiten würde die Aufgabe dieses Abschnittes weit überschreiten, und ich werde mich daher darauf beschränken, die in der letzten Zeit von Snyder (262—268) und Kanitz (127—132) gemachten Versuche über die Anwendbarkeit der van t'Hoffschen Regel auf die Vorgänge im lebenden Körper kurz darzulegen. Die betreffende Regel lehrt, daß bei mittlerer Temperatur eine Erhöhung des Wärmegrades um 10° C die Geschwindigkeit der chemischen Reaktionen verdoppelt bis verdreifacht.

Die betreffenden Arbeiten stützen sich teils auf frühere Erfahrungen, teils auf eigene Beobachtungen der Autoren. Die in ihnen behandelte Frage ist in der Hinsicht von Bedeutung, daß eine positive Antwort einen weiteren Wahrscheinlichkeitsbeweis für die chemische Natur der betreffenden Vorgänge darstellt.

Es hat sich nun herausgestellt, daß der Temperaturkoeffizient für 10° (Q_{10}) in sehr vielen Fällen ganz wie bei den chemischen Reaktionen zwischen 2 und 3 fällt. Dies gilt von der Kohlensäureabgabe und der Kohlensäureassimilation bei den Pflanzen, ferner von der Frequenz der Herzschläge bei mehreren Tieren, von der Zellteilung befruchteter Eier des Frosches und des Seeigels, von der Rhythmik des Oesophagus des Frosches und des Säugetierdünndarmes, von der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Riechnerven des Hechtes und in den motorischen Nerven des Frosches usw.

Verschiedene Vorgänge im Körper zeigen indessen mehr oder weniger bedeutende Abweichungen von der betreffenden Regel. So ist nach Snyders Berechnungen der Koeffizient für die Latenzzeit

des quergestreiften Muskels des Frosches kleiner als 2, desgleichen der Koeffizient für den absteigenden Teil der Muskelkurve, für die refraktäre Periode des Froschherzens usw.

Auf Grund dieser Erfahrungen mit Snyder zu schließen, daß z. B. die Latenzzeit des quergestreiften Muskels wahrscheinlich einen rein physikalischen Vorgang darstellt, während die Latenzzeit des glatten Muskels als chemischer Vorgang zu bezeichnen ist (268, p. 320), dürfte indessen kaum berechtigt sein, denn die betreffende Regel stellt ja bei weitem kein wirklich bewiesenes, ohne Ausnahme gültiges Gesetz dar.

Daß eine obere Grenze für die Gültigkeit dieser Regel bei den Lebensvorgängen vorhanden sein muß, folgt ohne weiteres aus dem, was wir sonst über die obere Temperaturgrenze für das Leben wissen. Auch die Art und Weise, wie sich die Wärmebildung bei den kaltblütigen Tieren bei niedriger Außentemperatur verhält, zeigt, daß auch hier die betreffende Regel nicht gültig sein kann, und im allgemeinen ist bei den niederen Temperaturen der Koeffizient größer als bei den höheren; so betrug dieser für die Latenzdauer bei Reizung der Herzspitze der Schildkröte in Versuchen von Snyder bei 0—10° C: 5,0, bei 10—20°: 2,8, bei 20—30°: 2,3.

Endlich ist zu bemerken, daß die um 50° herum eintretende spontane Zersetzung der Fermente und Toxine so außerordentlich abhängig von der Temperatur ist, daß eine 10-gradige Temperaturerhöhung die Zersetzungsgeschwindigkeit bis auf das 8000-fache steigert, und daß also hier von der Gültigkeit der betreffenden Regel keine Rede sein kann (vgl. Kanitz, 131, p. 140).

Literatur.

Wärmeproduktion und Wärmehaushalt.

1. ***Ackermann,*** *Die Wärmeregulation im höheren tierischen Organismus. Deutsches Arch. f. klin. Med., Bd. 2 (1866), p. 359—363.*
2. ***Aronsohn, E.,*** *und* ***Sachs, J.,*** *Die Beziehungen des Gehirns zur Körperwärme und zum Fieber. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 37 (1885), p. 232—300.*
3. ***Athanasiu, J.,*** *et* ***Carvallo, J.,*** *La polypnée thermique centrale et son mécanisme de production. Arch. de physiol., 1898, p. 95—103.*
4. ***Atwater, W. O., Woods, C. D.,*** *and* ***Benedict, F. G.,*** *Report of preliminary investigations on the metabolism of nitrogen and carbon in the human organism with a respiration calorimeter of special construction. U. S. Department of Agriculture, Office of experiment. Stations, Bull. No. 44. Washington 1897.*
5. *— and* ***Rosa, E. B.,*** *Description of a new respiration calorimeter and experiments on the conservation of energy in the human body. Ebenda, Bull. No. 63 (1899).*
6. *— and* ***Benedict, F. G.,*** *Experiments on the metabolism of matter and energy in the human body. Ebenda, Bull. No. 69 (1899).*
7. *— — Experiments on the metabolism of matter and energy in the human body, 1898—1900. Ebenda, Bull. No 109 (1902).*
8. *— — Experiments on the metabolism of matter and energy in the human body, 1900—1902. Ebenda, Bull. No. 136 (1903).*
9. *— — An experimental inquiry regarding the nutritive value of alcohol. Mem. of the Nation Acad. of Sc. (Washington), Vol. 8 (1902), Sixth Memoir, p. 233—397.*
10. *— — A respiration calorimeter with appliances for the direct determination of oxygen. Carnegie Institution of Washington, Publication No. 42 (1905).*
11. *— Neue Versuche über Stoff- und Kraftwechsel im menschlichen Körper. Ergeb. d. Physiol., Bd. 3 (1904), Abt. 1, p. 497—622.*
12. ***Bachmetjew, P.,*** *Ueber die Temperatur der Insekten nach Beobachtungen in Bulgarien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 66 (1899), p. 521—604.*
13. *— Die Abhängigkeit des kritischen Punktes bei Insekten von deren Abkühlungsgeschwindigkeit. Ebenda, Bd. 67 (1900), p. 529—550.*
14. *— De la température vitale minima chez les animaux dont la température du sang est variable. Arch. des Sc. biol., T. 8 (1901), p. 242—264.*

15. **Bachmetjew, P.**, *Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus. Bd. 1, Leipzig 1901; Bd. 2, Sofia 1907. Enthält auch ein sehr ausführliches Literaturverzeichnis.*

16. — *Kalorimetrische Messungen an Schmetterlingspuppen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 71, p. 550—624.*

17. **Back**, *Temperature des animaux par des grands froids. Compt. rend. de l'Acad. des Sc., T. 2 (1836), p. 621.*

18. **Baculo, B.**, *Essais expérimentaux tendant à rechercher l'existence de centres thermiques chez quelques poikilothermes. Arch. ital. de Biol., T. 22 (1895), p. 97—99.*

19. **Barkow, H. C. L.**, *Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich, Berlin 1846.*

20. **Bayliss, W. M.**, *and* **Hill, L.**, *On the formation of heat in the salivary glands. Journ. of Physiol., Vol. 16 (1894), p. 351—359.*

21. **Benedict, F. G.**, *Influence of the inversion of the daily routine; the temperature of night-workers. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 11 (1904), p. 145—170.*

22. — *The influence of inanition on metabolism. Carnegie Institution of Washington, Publication No. 77 (1907).*

23. — *and* **Milner, R. D.**, *Experiments on the metabolism of matter and energy in the human body 1903—1904. U. S. Department of Agriculture, Office of exper. Stations, Bull. No. 175, Washington 1907.*

24. — *and* **Carpenter, Th. M.**, *The influence of muscular and mental work on metabolism and the efficiency of the human body as a machine. Ebenda, Bull. No. 208 (1909).*

25. — *and* **Snell, J. F.**, *Körpertemperatur-Schwankungen mit besonderer Rücksicht auf den Einfluß, welchen die Umkehrung der täglichen Lebensgewohnheit beim Menschen ausübt. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 90 (1902), p. 33—72.*

26. **Bergmann, C.**, *Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Größe, Göttingen 1848. Abgedruckt aus den Göttinger Studien, 1847.*

27. **Bernard, Claude**, *Leçons sur la chaleur animale. Paris 1876.*

28. **Berninzone, M. R.**, *Influenza della temperatura sull' ibernazione della Marmotta. Genova 1897. Zit. nach dem Jahresbericht 1899.*

29. **Berthold, A. A.**, *Neue Versuche über die Temperatur der kaltblütigen Tiere. Göttingen 1835.*

30. — *Einige Beobachtungen über den Winterschlaf der Tiere. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1837, p. 63—68.*

31. **Blanchard, E.**, *Note relative à la chaleur animale. Compt. rend. de l'Acad. des Sc., T. 127 (1898), p. 214.*

32. **Blix, M.**, *Zur Beleuchtung der Frage, ob Wärme bei der Muskelkontraktion sich in mechanische Arbeit umsetze. Ztschr. f. Biol., Bd. 21 (1885), p. 190—249.*

33. — *Studien über Muskelwärme. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 12 (1901), p. 52—128.*

34. **Bürker, K.**, *Experimentelle Untersuchungen über Muskelwärme. I. Ueber neue Thermosäulen zu myothermischen Untersuchungen. Arch. f. d. ges. Physiol, Bd. 80 (1900), p. 533—582.*

35. — *Experimentelle Untersuchungen über Muskelwärme. II. Weitere Bemerkungen zur myothermischen Versuchsmethode. Ebenda, Bd. 81 (1900), p. 399—415.*

36. — *Experimentelle Untersuchungen über Muskelwärme. III. Ein einfacher Muskelspannungszeichner. Ebenda, Bd. 88 (1901), p. 107—139.*

37. — *Experimentelle Untersuchungen über Muskelwärme. IV. Methodik. Vorversuche. Einfluß der Jahreszeit auf die Wärmeproduktion. Wirkungsgrad des Muskels. Ebenda, Bd. 109 (1905), p. 217—276.*

38. — *Experimentelle Untersuchungen über Muskelwärme. V. Methodik. Einfluß der Jahreszeit auf das thermodynamische Verhalten männlicher und weiblicher Muskeln. Adduktoren- und Gastrocnemiuspräparat. Effekt bei verschiedenartiger Reizung. Wärmebildung im Stadium der sinkenden Energie. Ebenda, Bd. 116 (1907), p. 1—111.*

39. — *Methoden zur Thermodynamik des Muskels. Tigerstedts Handb. der physiol. Methodik, Bd. 2 (1908), Abt. 3, p. 1—86.*

40. **v. Bunge, G.**, *Ueber das Sauerstoffbedürfnis der Darmparasiten. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 8 (1883), p. 48—59.*

41. — *Weitere Untersuchungen über die Atmung der Würmer. Ebenda, Bd. 14 (1890), p. 318—324.*

42. **Bunzen**, *Beitrag zu einer künftigen Physiologie, Kopenhagen 1805. Zit. nach Frank.*

43. **Camerer, W.**, *Der Stoffwechsel des Kindes von der Geburt bis zur Beendigung des Wachstums, 2. Aufl., Tübingen 1896.*

44. **Camerer, W.,** *Der Nahrungsbedarf von Kindern verschiedenen Lebensalters. Ztschr. f. Biol., Bd. 33 (1896), p. 320—332.*
45. — *und* **Söldner,** *Beiträge zur Physiologie des Säuglingsalters. Ebenda, Bd. 39 (1900), p. 37—72.*
46. **Carl Theodor,** *Ueber den Einfluß der Temperatur der umgebenden Luft auf die Kohlensäureausscheidung und die Sauerstoffaufnahme bei einer Katze. Ebenda, Bd. 14 (1878), p. 51—56.*
47. **Cavazzani, E.,** *Ueber die Temperatur der Leber. Ctbl. f. Physiol., Bd. 8 (1894), p. 73—75.*
48. — *Thermogenèse hépatique dans l'asphyxie et après la mort. Arch. ital. de Biol., T. 27 (1897), p. 314—320.*
49. — *Contribution à l'étude des origines de la chaleur animale. Ebenda, T. 28 (1897), p. 284—306.*
50. — *La température du foie durant la fermeture des vaisseaux sanguins afférents. Ebenda, T. 30 (1898), p. 190—197.*
51. — *Recherches ultérieures sur la thermogenèse hépatique. Ebenda, T. 33 (1900), p. 415—422.*
52. **Chossat, Ch.,** *Recherches expérimentales sur l'inanition. Mém. des Savans étrangers, T. 8 (1843), p. 438—640.*
52a. **Cleland, J. B.,** *Diurnal variations in the temperature of camels. Proc. of the Linn. Soc. of New South Wales, Vol. 34 (1909), p. 268—271.*
53. **Colasanti, G.,** *Ueber den Einfluß der umgebenden Temperatur auf den Stoffwechsel der Warmblüter. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 14 (1877), p. 92—124.*
54. **Colin, G.,** *Expériences sur la chaleur animale et spécialement sur la température du sang veineux comparée á celle du sang artériel. Ann. des Sc. nat., Zool., T. 7 (1867), p. 83—103.*
55. **Corin, G.,** et **Van Beneden, A.,** *Recherches sur la régulation de la température chez les pigeons privés d'hémisphères cérébraux. Arch. de Biol., T. 7 (1885), p. 265—276.*
56. **Couvreur, E.,** et **Gauthier, Cl.,** *Sur la polypnée thermique chez les poikilothermes. Compt. rend. de la Soc. de Biol., 1904, T. 2, p. 433—435.*
57. — — *Sur la polypnée des poikilothermes. Ebenda, 1905, T. 1, p. 128—130.*
58. **Cramer, H.,** *Zur Stoffwechselgleichung beim Neugeborenen. Arch. f. Kinderheilkunde, Bd. 32 (1901), p. 1.*
59. **Dallinger, W. H.,** *On a series of experiments made to determine the thermal death-point of known monad germs when the heat is endured in a fluid. Journ. Roy. Microscop. Soc., Vol. 3 (1880), p. 1—16. Zit. nach Davenport und Castle.*
60. **Damant, G. C. C.,** *The normal temperature of the goat. Journ. of Physiol., Vol. 35 (1906), Proc., p. 5.*
61. **Davenport, C. B.,** and **Castle, W. E.,** *On the acclimatization of organisms to high temperatures. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organ., Bd. 2 (1895), p. 227—249.*
62. **Davy, John,** *On the temperature of some fishes of the genus Thynnus. Researches, physiological and anatomical, Vol. 1, London 1839, p. 218—227.*
63. — *On the temperature of man. Philos. Transact. 1845; Physiol. Researches. London 1863, p. 12—28.*
64. **Dean, H. R.,** *The isometric value of active muscle excited directly and indirectly. Journ. of Physiol., Vol. 27 (1901). p. 257—268.*
65. **Dubois, Raphaël,** *Physiologie comparée de la marmotte, Paris 1896. Daselbst eine ausführliche Zusammenstellung der älteren Literatur.*
66. — *Nouvelles recherches sur la physiologie de la marmotte. Journ. de Physiol., 1899, p. 1020—1029.*
67. **Durig, A.,** *Ueber Aufnahme und Verbrauch von Sauerstoff bei Aenderung seines Partiardruckes in der Alveolarluft. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1903, Suppl., p. 209—369.*
68. **Edwards, W. F.,** *De l'influence des agens physiques sur la vie. Paris 1824.*
69. **Ekholm, K.,** *Studien über den Nahrungsbedarf des erwachsenen ruhenden Mannes. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 11 (1900), p. 1—96.*
70. **Engelmann, Th. W.,** *Ueber den Ursprung der Muskelkraft. Leipzig 1893.*
71. **Eyre, J.,** *The temperature of the normal Guinea-pig. Journ. of Physiol., Vol. 25 (1900), Proc., p. 24—25.*
72. — *and* **Kennedy, J. C.,** *The temperature of the normal monkey. Ebenda, Vol. 35 (1907), Proc., p. 30—31.*
73. **Falloise, A.,** *Influence de la respiration d'une atmosphère suroxygénée sur l'absorption d'oxygène. Trav. du lab. de L. Fredericq, T. 6 (1901), p. 135—182.*
74. — *Influence de la température extérieure sur les échanges respiratoires chez les animaux à sang chaud et chez l'homme. Ebenda, T. 6 (1901), p. 183—208.*

75. **Feil, A.**, *Fieberversuche an Kaltblütern. Inaug.-Diss. Jena, 1895.*
76. **Féré, M.**, *La température de la poule. Journ. de l'anat. et de la physiol., 1899, p. 808—816.*
77. **Fick, A.**, *Experimenteller Beitrag zur Lehre von der Erhaltung der Kraft bei der Muskelzusammenziehung. Unters. aus dem physiol. Laborat. Zürich. Wien 1869, p. 1—16; Ges. Schr., Bd. 2, p. 198—215.*
78. — *Ueber die Wärmeentwicklung bei der Zusammenziehung des Muskels. Beitr. zur Anat. u. Physiol. als Festgabe für Ludwig, 1874, p. 153; Ges. Schr., Bd. 2, p. 249—262.*
79. — *Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskeltätigkeit. Leipzig 1882.*
80. — *Myothermische Fragen und Versuche. Verhandl. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. Bd. 18 (1884), p. 1—23; Ges. Schr., Bd. 2, p. 295—316.*
81. — *Versuche über Wärmeentwicklung im Muskel bei verschiedenen Temperaturen. Verhandl. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. Bd. 19 (1885), p. 61—72; Ges. Schr., Bd. 2, p. 329—339.*
82. — *Neue Beiträge zur Kenntnis von der Wärmeentwicklung im Muskel. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 51 (1892), p. 541—569; Ges. Schr., Bd. 2, p. 362—389.*
83. — *Ueber die Abhängigkeit des Stoffumsatzes im tetanisierten Muskel von seiner Spannung. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 57 (1894), p. 65—77; Ges. Schr., Bd. 2, p. 405—415.*
84. — *und* **Dybkowsky, W.**, *Ueber die Wärmeentwicklung beim Starrwerden des Muskels. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. Zürich, 1867, p. 1—33; Ges. Schr., Bd. 2, p. 176—197.*
85. — *und* **Harteneck, K.**, *Ueber die Wärmeentwicklung bei der Muskelzuckung. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 16 (1878), p. 59—90; Ges. Schr., Bd. 2, p. 263—291.*
86. **Finkler, D.**, *Beiträge zur Lehre von der Anpassung der Wärmeproduktion an den Wärmeverlust bei den Warmblütern. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 15 (1877), p. 603—633.*
87. **Fletcher, W. M.**, *The survival respiration of muscle. Journ. of Physiol., Vol. 23 (1898), p. 10—99.*
88. **Frank, O.**, *Thermodynamik des Muskels. Ergeb. d. Physiol., Bd. 3, Abt. 2 (1904), p. 348—514. Enthält auch ein ausführliches Literaturverzeichnis.*
89. — *und* **Voit, F.**, *Der Ablauf der Zersetzungen im tierischen Organismus bei der Ausschaltung der Muskeln durch Curare. Ztschr. f. Biol., Bd. 42 (1902), p. 309—362.*
90. **v. Frey, M.**, *Versuche über den Stoffwechsel des Muskels. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1885, p. 533—562.*
91. — *und* **Gruber, M.**, *Ein Respirationsapparat für isolierte Organe. Ebenda, 1885, p. 519—532.*
92. **Gavarret, J.**, *De la chaleur produite par les êtres vivants. Paris 1855.*
93. **Gibson, R. B.**, *The effects of transposition of the daily routine on the rhythm of temperature variation. Amer. Journ. of med. Sc., 1905, June.*
93a. **Goette, A.**, *Ueber den Einfluß gesteigerter Wärme auf die Fische. Arch. f. Hyg., Bd. 70 (1909), p. 293—298.*
94. **Goldstein, L.**, *Ueber Wärmedyspnoë. Arb. aus dem physiol. Lab. d. Würzburger Hochschule, Bd. 1 (1872), p. 77—90.*
95. **Goltz, F.**, *Der Hund ohne Großhirn. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 51 (1892), p. 570—614.*
96. **Gotschlich, E.**, *Ueber den Einfluß der Wärme auf Länge und Dehnbarkeit des elastischen Gewebes und des quergestreiften Muskels. Ebenda, Bd. 54 (1893), p. 109—164.*
97. — *Bemerkungen zu einer Angabe von Engelmann, betreffend den Einfluß der Wärme auf den totenstarren Muskel. Ebenda, Bd. 55 (1893), p. 339—344.*
98. **Greife, H.**, *Ueber den Einfluß der Reizstärke auf die Wärmeentwicklung im Tetanus. Ebenda, Bd. 62 (1895), p. 111—130.*
99. **Grijns, G.**, *Die Temperatur des in die Niere einströmenden Blutes und des aus ihr herausfließenden Harnes. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1893, p. 78—101.*
100. **Hausmann, W.**, *Ueber den Einfluß der Temperatur auf die Inkubationszeit und Antitoxinbildung nach Versuchen an Winterschläfern. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 113 (1906), p. 317—326.*
101. **Heidenhain, R.**, *Vorläufige Mitteilung einiger Resultate, betreffend die Wärmeentwicklung in den Muskeln bei der Tätigkeit. Ctbl. f. d. med. Wiss., 1863, p. 545—547.*
102. — *Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskeltätigkeit. Leipzig 1864.*

103. **Heidenhain, R.**, und **Körner, H.**, *Ueber den Temperaturunterschied des rechten und linken Ventrikels. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 4 (1871), p. 558—569.*
104. **Helmholtz, H.**, *Ueber die Wärmeentwicklung bei der Muskelaktion. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1848, p. 144—164; Wiss. Abh., Bd. 2, S. 745—763.*
105. **Hering, E.**, *Versuche, die Druckkraft des Herzens zu bestimmen. Arch. f. physiol. Heilk., Bd. 9 (1850), p. 13—21.*
106. **Hermann, L.**, *Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln. Berlin 1867.*
107. **v. Hoesslin, H.**, *Ueber die Ursache der scheinbaren Abhängigkeit des Umsatzes von der Größe der Körperoberfläche. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1888, p. 323—379.*
108. **Horwath, A.**, *Zur Physiologie der tierischen Wärme. Ctbl. f. d. med. Wiss., 1872, p. 706—708, 721—724, 737—739.*
109. — *Zur Lehre vom Winterschlafe. Ebenda, 1872, p. 865—866.*
110. — *Zur Abkühlung der Warmblüter. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 12 (1876), p. 278—282.*
111. — *Beitrag zur Lehre über den Winterschlaf. Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. Bd. 12 (1879), p. 139—198; Bd. 13 (1879), p. 60—124.*
111a. — *Ueber die Respiration der Winterschläfer als Beitrag zur Lehre von der tierischen Wärme. Ebenda, N. F. Bd. 14 (1880), p. 55—120; Bd. 14 (1881), p. 177—186.*
112. — *Einfluß verschiedener Temperaturen auf die Winterschläfer. Ebenda, N. F. Bd. 15 (1881), p. 187—219.*
113. **Isserlin, M.**, *Ueber Temperatur und Wärmeproduktion poikilothermer Tiere. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 90 (1902), p. 472—490.*
114. **Jacobson, H.**, und **Bernhardt, M.**, *Ueber die Temperaturdifferenz des rechten und linken Herzens. Ctbl. f. d. med. Wiss. 1868, p. 643—644.*
115. **Jaffa, M. E.**, *Nutrition investigations at the California Agricult. Exper. Stat. U. S. Department of Agricult., Off. of exp. Stat., Bull. No. 84. Washington 1900.*
116. **Janssen, V.**, *Ueber subnormale Körpertemperaturen. Deutsch. Arch. f. klin. Med., Bd. 53 (1894), p. 247—264.*
117. **Johansson, J. E.**, *Ueber den Einfluß der Temperatur in der Umgebung auf die Kohlensäureabgabe des menschlichen Körpers. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 7 (1896), p. 123—177.*
118. — *Ueber das Verhalten der Kohlensäureabgabe und der Körpertemperatur bei möglichst vollständiger Ausschließung der Muskeltätigkeit. Nordiskt med. Arkiv, Bd. 30 (1897), No. 22.*
119. — *Ueber die Tagesschwankungen des Stoffwechsels und der Körpertemperatur in nüchternem Zustande und vollständiger Muskelruhe. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 8 (1898), p. 85—142.*
120. — *Untersuchungen über die Kohlensäureabgabe bei Muskeltätigkeit. Ebenda, Bd. 11 (1901), p. 273—307.*
121. — *Die chemische Wärmeregulation beim Menschen. Ebenda, Bd. 16 (1904), p. 88—93.*
122. — und **Koraen, G.**, *Untersuchungen über die Kohlensäureabgabe bei statischer und negativer Muskelarbeit. Ebenda, Bd. 13 (1902), p. 229—250.*
123. — — *Die Einwirkung verschiedener Variabeln auf die Kohlensäureabgabe bei der Muskeltätigkeit. Ebenda, Bd. 14 (1903), p. 60—81.*
124. **Jolyet, F.**, et **Regnard, P.**, *Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques. Arch. de Physiol., 1877, p. 584—633.*
125. **Jürgensen, Th.**, *Die Körperwärme des gesunden Menschen. Leipzig 1873.*
126. **Kahn, R. H.**, *Ueber die Erwärmung des Carotidenblutes. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1904, Suppl., p. 81—134.*
127. **Kanitz, Aristides**, *Ueber den Einfluß der Temperatur auf die Kohlendioxydassimilation. Ztschr. f. Elektrochemie, 1905, No. 42.*
128. — *Arbeiten über die RGT-Regel bei Lebensvorgängen. Ebenda 1907, No. 44.*
129. — *Der Einfluß der Temperatur auf die pulsierenden Vakuolen der Infusorien und die Abhängigkeit biologischer Vorgänge von der Temperatur überhaupt. Biol. Ctbl., Bd. 27 (1907), p. 11—25.*
130. — *Auch für die Frequenz des Säugetierherzens gilt die RGT-Regel. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 118 (1907), p. 601—606.*
131. — *Bezüglich der gleich grundlegenden Bedeutung extrem großer Temperaturkoeffizienten für das Entstehen und für die Dauer des Lebens. Ztschr. f. Biol., Bd. 52 (1908), p. 139—141.*
132. — *Weitere Beiträge zur Abhängigkeit der Lebensvorgänge von der Temperatur. Ztschr. f. physikal. Chemie, Bd. 70 (1909), p. 198—205.*

133. **Knauthe, K.**, *Maximaltemperaturen, bei denen Fische am Leben bleiben. Biol. Ctbl., Bd. 15 (1895), p. 752.*
134. — *Zur Kenntnis des Stoffwechsels der Fische. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 73 (1898), p. 490—500.*
135. **Knight, H. L., Pratt, H. A.,** *and* **Langworthy, C. F.,** *Dietary studies in public institutions in Baltimore. U. S. Departm. of Agricult., Off. of exp. Stat., Bull. No. 223. Washington 1910.*
136. **Knoll, Ph.**, *Zur Lehre von den Wirkungen der Abkühlung des Warmblüterorganismus. Arch. f. exp. Pathol., Bd. 36 (1895), p. 305—324.*
137. **Kodis, T.**, *Die Unterkühlung der tierischen und pflanzlichen Gewebe. Ctbl. f. Physiol., Bd. 12 (1898), p. 593—595.*
138. **Koeninck, A.**, *Versuche und Beobachtungen an Fledermäusen. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1899, p. 389—415.*
139. **Koraen, G.**, *Ueber den Einfluß der Nahrungsaufnahme auf den Stoffwechsel. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 11 (1901), p. 176—197.*
140. **Krehl, L.,** *und* **Soetbeer, F.,** *Untersuchungen über die Wärmeökonomie der poikilothermen Wirbeltiere. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 77 (1899), p. 611—638.*
141. **Langlois, J. P.**, *La régulation thermique chez les poikilothermes. Journ. de Physiol., 1902, p. 249—256.*
142. — *La polypnée thermique des poikilothermes. Arch. des Sc. biol., T. 11 Suppl. (1904), p. 172—174.*
143. — *Sur la polypnée thermique chez les poikilothermes. Compt. rend. de la Soc. de biol., 1904, T. 2, p. 559—561.*
144. — *et* **Garrelon, L.,** *Étude sur la polypnée thermique. Journ. de Physiol., 1906, p. 236—251.*
145. — — *Étude sur la polypnée thermique. Deuxième mémoire. Ebenda 1907, p. 640—652.*
146. — — *Étude sur la polypnée thermique. Troisième mémoire. Ebenda 1907, p. 948—956.*
147. **Lavoisier, A. L.**, *Expériences sur la respiration des animaux et sur les changements qui arrivent à l'air en passant par leurs poumons. Mém. de l'Acad. des Sc. 1777, p. 185; Oeuvres de Lavoisier, T. 2, p. 174.*
148. — *et* **de Laplace,** *Mémoire sur la chaleur. Ebenda, 1780, p. 355; Oeuvres, T. 2, p. 283.*
149. — *et* **Seguin,** *Premier mémoire sur la respiration des animaux. Ebenda, 1789, p. 566; Oeuvres, T. 2, p. 688.*
150. — — *Second mémoire sur la respiration. Ann. de chimie, T. 91 (1814), p. 318.*
151. **Lesser, E. J.**, *Die Wärmeabgabe der Frösche in Luft und in sauerstofffreien Medien. Ztschr. f. Biol., Bd. 51 (1908), p. 287—309.*
152. — *Chemische Prozesse bei Regenwürmern. II. Anoxybiotische Prozesse. Ebenda, Bd. 52 (1909), p. 282—297.*
153. — *Chemische Prozesse usw. III. Ueber anoxybiotische Zersetzung des Glykogens. Ebenda, Bd. 53 (1910), p. 532—544.*
154. **Lewith, S.**, *Ueber die Ursache der Widerstandsfähigkeit der Sporen gegen hohe Temperaturen. Arch. f. exp. Pathol., Bd. 26 (1889), p. 341—354.*
155. **Liebig, G.**, *Ueber die Temperaturunterschiede des venösen und arteriellen Blutes. Inaug.-Diss. Gießen, 1853.*
156. **v. Lindenfeld, R.**, *Zur Brutpflege von Echidna. Zool. Anz., 1886, p. 9.*
156a. **Lindhard, J.**, *Investigations into the conditions governing the temperature of the body. Meddelelser om Grönland, Vol. 44 (1910), p. 1—53.*
157. **Loewy, A.**, *Ueber den Einfluß der Abkühlung auf den Gaswechsel des Menschen. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 46 (1890), p. 189—244.*
158. — *Die Wirkung ermüdender Muskelarbeit auf den respiratorischen Stoffwechsel. Ebenda, Bd. 49 (1891), p. 405—422.*
159. — *Der respiratorische und der Gesamtumsatz. Oppenheimers Handb. d. Biochemie, Bd. 4, Abt. 1 (1908), p. 133—284.*
160. **Ludwig, C.**, *Neue Versuche über die Temperatur des Speichels. Wiener med. Wochenschr., 1860, No. 28, 29.*
161. — *und* **Schmidt, A.,** *Das Verhalten der Gase, welche mit dem Blute durch den reizbaren Säugetiermuskel strömen. Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Kl., Bd. 20 (1866), p. 12—72.*
162. — *und* **Spiess, A.,** *Vergleichung der Wärme des Unterkieferdrüsenspeichels und des gleichseitigen Carotidenblutes. Ztschr. f. rat. Med., 3. Reihe, Bd. 2 (1858), p. 361—367. Aus den Wiener Sitz.-ber., 1857, abgedruckt.*
163. **Lukjanow, S. M.**, *Wärmelieferung und Arbeitskraft des blutleeren Säugetiermuskels. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1886, Suppl., p. 117—183.*

163a. **Macfadyen, A.**, *On the influence of the temperature of liquid air on bacteria. Proc. Roy. Soc., T. 66 (1900), p. 180.*
163b. — and **Rowland, S.**, *Further note on the influence of temperature of liquid air on bacteria. Ebenda, T. 66 (1900), p. 339.*
163c. — *The influence of liquid hydrogen on bacteria. The Lancet 1900, 28. Juli.*
164. **Mcleod, J. R.**, *Observations on the excretion of carbon dioxide gas and the rectal temperature of rats. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 13 (1907), p. 1—13.*
165. **Magnus-Levy, A.**, *Ueber die Größe des respiratorischen Gaswechsels unter dem Einfluß der Nahrungsaufnahme. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 55 (1894), p. 1—126.*
166. — *und* **Falk, E.**, *Der Lungengaswechsel des Menschen in verschiedenen Altersstufen. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1899, Suppl., p. 314—381.*
167. **Marès, F.**, *Expériences sur l'hibernation des mammifères. Mém. de la Soc. de biol., 1892, p. 313—320.*
168. **Martin, C. J.**, *Thermal adjustment and respiratory exchange in monotremes and marsupials. Philos. Transact., Vol. 195 B (1902), p. 1—37.*
169. **Martins, Ch.**, *Mémoire sur la température des oiseaux palmipèdes du Nord de l'Europe. Journ. de la physiol., T. 1 (1858), p. 10—41.*
170. **Maurel** *et* **Lagriffe**, *Détermination et action des plus hautes températures compatibles avec la vie de certains poissons. Compt. rend. de la Soc. de biol., 1899, p. 797—800.*
171. — *Détermination et action des plus basses températures compatibles avec la vie de certains poissons. Ebenda, 1899, p. 875—878.*
172. — *Action comparée de la chaleur et du froid sur certains poissons. Ebenda, 1899, p. 915—918.*
173. — *Détermination et action des plus hautes températures compatibles avec la vie de la grenouille. Ebenda 1900, p. 217—219.*
174. — *Détermination et action des plus basses températures compatibles avec la vie de la grenouille. Ebenda, 1900, p. 432—435.*
175. **Meade-Smith**, *Die Temperatur des gereizten Säugetiermuskels. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1881, p. 105—152.*
176. — *Die Wärme des erregten Säugetiermuskels. Ebenda, 1884, p. 261—299.*
177 **Merzbacher, L.**, *Untersuchungen an winterschlafenden Fledermäusen. I. Das Verhalten des Zentralnervensystems im Winterschlafe und während des Erwachens aus demselben. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 97 (1903), p. 569—577.*
178. — *Untersuchungen usw. II. Die Nervendegeneration während des Winterschlafes. Die Beziehungen zwischen Temperatur und Winterschlaf. Ebenda, Bd. 100 (1903), p. 568—588.*
179. — *Allgemeine Physiologie des Winterschlafes. Ergebn. d. Physiol., Bd. 3, Abt. 2 (1904), p. 214—258.*
180. **v. Mertschinsky. P.**, *Beitrag zur Wärme-Dyspnoë. Verhandl. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. Bd. 16 (1881).*
181. **Metzner, R.**, *Ueber das Verhältnis von Arbeitsleistung und Wärmebildung im Muskel. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1893, Suppl., p. 74—152.*
182. **Miklouclo-Maclay, N.**, *Temperature of the body of Echidna hystrix. Proc. of the Linn. Soc. New South Wales, Vol. 8 (1883), p. 425—426.*
183. — *On the temperature of the body of Ornithorhynchus paradoxus. Ebenda, Vol. 9 (1884), p. 1204.*
184. **Minot, C. S.**, *Die Bildung der Kohlensäure innerhalb des ruhenden und erregten Muskels. Arb. aus d. physiol. Anst. in Leipzig, Bd. 12 (1876), p. 1—24.*
185. **Morat, J. P.**, *L'inhibition dans ses rapports avec la température des organes. Arch. de physiol., 1893, p. 285—296.*
185a. — *Y a-t-il des nerfs frigorifiques? Ebenda 1893, p. 518—525.*
186. **Müller, E.**, *Stoffwechselversuche an 32 Kindern im 3. bis 6. Lebensjahre, mit besonderer Berücksichtigung des Kraftwechsels. Biochem. Zeitschr., Bd. 5 (1907), p. 143—303.*
187. **Nagai, H.**, *Der Stoffwechsel des Winterschläfers. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 9 (1909), p. 243—367.*
188. **Nawalichin, J.**, *Myothermische Untersuchungen. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 14 (1876), p. 293—329.*
189. **Newport, G.**, *On the temperature of insects and its connexion with the functions of respiration and circulation in this class of invertebrated animals. Philos. Transact., Bd. 127, 2 (1837), p. 259—339.*
190. **Nicolaysen, J.**, *Stärk synkning of Legemswärmen. Norsk Magaz. f. Lägevidensk., 3. Ser., Bd. 5 (1875), p. 44, 159.*
191. **Nobili et Melloni**, *Recherches sur plusieurs phénomènes calorifiques entreprises*

au moyen du thermomultiplicateur. Ann. de Phys. et Chim., T. 48 (1831), p. 198—218.

192. **Oppenheimer, K.**, *Ueber das Verhältnis des Nahrungsbedarfes zu Körpergewicht und Körperoberfläche bei Säuglingen. Ztschr. f. Biol., Bd. 42 (1901), p. 147—160.*

192a. **Osborne, W. A.**, *Body-temperature and periodicity. Journ. of Physiol., Vol. 36 (1908), Proc., p. 39—41.*

193. **Ott, J.**, *The relation of the nervous system to the temperature of the body. Journ. of nerv. and mental diseases, Vol. 11 (1884) April. Zit. nach dem Jahresbericht.*

194. **Parry**, *Ann. de Chimie et de Phys., T. 34 (1827).*

194a. — *et* **Lyon**, *ebenda, T. 28 (1825), p. 223.*

195. **Patrizi, M. L.**, *Contributo allo studio dei movimenti respiratorii negli ibernanti. Accad. di Sc. di Ferrara, 1897. Zit. nach dem Ctbl. f. Physiol., Bd. 11 (1897), p. 567.*

196. **Pembrey, S. M.**, *On the reactions-time of mammals to changes in the temperature of their surroundings. Journ. of Physiol., Vol. 15 (1894), p. 401—420.*

197. — *The effect of variations in external temperature upon the output of carbonic acid and the temperature of young animals. Ebenda, Vol. 18 (1895), p. 363—380.*

198. — *Observations upon the respiration and temperature of the marmot. Ebenda, Vol. 27 (1901), p. 66—84.*

199. — *Further observations upon the respiratory exchange and temperature of hybernating mammals. Ebenda, Vol. 29 (1903), p. 195—212.*

200. — **Gordon, W. H.**, *and* **Warren, R.**, *On the response of the chick before and after hatching to changes of external temperature. Ebenda, Vol. 17 (1895), p. 331—348.*

201. — *and* **Pitts, A. G.**, *The relation between the internal temperature and the respiratory movements of hybernating animals. Ebenda, Vol. 24 (1899), p. 305—316.*

201a. — *and* **Spriggs, E. J.**, *The influence of fasting and feeding upon the respiratory and nitrogenous exchange. Ebenda, Vol. 31 (1904), p. 320—345.*

202. — *and* **White, W. H.**, *Heat regulation in hybernating animals. Ebenda, Vol. 18, Proc. p. 35—37.*

203. — — *The regulation of temperature in hybernating animals. Ebenda, Vol. 19 (1896), p. 477—495.*

204. **Pflüger, E.**, *Ueber die physiologische Verbrennung in den lebenden Organismen. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 10 (1875), p. 251—367.*

205. — *Ueber Temperatur und Stoffwechsel der Säugetiere. Ebenda, Bd. 12 (1876), p. 282—284.*

206. — *Ueber Wärmeregulation der Säugetiere. Ebenda, Vol. 12 (1876), p. 333—336.*

207. — *Ueber den Einfluß der Temperatur auf die Respiration der Kaltblüter. Ebenda, Vol. 14 (1877), p. 73—77.*

208. — *Ueber Wärme und Oxydation der lebendigen Materie. Ebenda, Bd. 18 (1878), p. 247—380.*

209. **Pictet, R.**, *De l'emploi méthodique des basses températures en biologie. Arch. des Sc. phys. et nat., Pér. 3, T. 30 (1893), p. 293—314.*

210. **Pott, R.**, *Vergleichende Untersuchung über die Mengenverhältnisse der durch die Respiration und Perspiration ausgeschiedenen Kohlensäure bei verschiedenen Tierspecies in gleichen Zeiträumen. Landwirtschaftl. Versuchs-Stat., Bd. 18 (1875), p. 81—166.*

211. **Pütter, A.**, *Die Atmung der Protozoen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 566—612.*

212. — *Der Stoffwechsel des Blutegels I. Ebenda, Bd. 6 (1907), p. 207—286.*

213. — *Der Stoffwechsel des Blutegels II. Ebenda, Bd. 7 (1907), p. 16—62.*

214. **Quincke, H.**, *Ueber die Wärmeregulation beim Murmeltier. Arch. f. exp. Path., Bd. 15 (1882), p. 1—21.*

215. **Rancken, D.**, *Beiträge zur Kenntnis der Körpertemperatur des Menschen. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 21 (1908), p. 161—236.*

216. — *und* **Tigerstedt, R.**, *Zur Kenntnis der Temperatur im menschlichen Magen. Biochem. Ztschr., Bd. 11 (1908), p. 36—46.*

217. — — *Weiteres über die Temperatur im Magen des Menschen. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 21 (1908), p. 80—88.*

218. **Regnault, V.**, *et* **Reiset, J.**, *Recherches chimiques sur la respiration des animaux. Ann. de Chim. et de Physique, Sér. 3, T. 26 (1849), p. 299—519.*

219. **Regnard, P.**, *Sur la température des animaux immergés dans l'eau. Compt. rend. de la Soc. de Biol., 1895, p. 651—652.*

220. **Reid, E. W.**, *Note on the question of heat production in glands upon excitation of their nerves. Journ. of Physiol., Vol. 18 (1895), Proc., p. 31—33.*

221. **Reincke**, *Beobachtungen über die Körpertemperatur Betrunkener. Deutsches Arch. f. klin. Med., Bd. 16 (1875), p. 12—18.*
222. **Richet, Ch.**, *Recherches de calorimétrie. Arch. de Physiol., 1885, T. 6, p. 237—291, 450—497.*
223. — *Nouvelle fonction du bulbe rachidien. Régulation de la température par la respiration. Ebenda, 1888, T. 1, p. 193—211, 292—311.*
224. — *Le frisson comme appareil de régulation thermique. Ebenda, 1893, p. 312—326.*
225. — *Art. Chaleur. Dictionnaire de Physiol., T. 3 (1898), p. 81—203. Ausführliche Bibliographie.*
226. **Rubner, M.**, *Die Vertretungswerte der hauptsächlichsten organischen Nahrungsstoffe im Tierkörper. Ztschr. f. Biol., Bd. 19 (1883), p. 312—396.*
227. — *Ueber den Einfluß der Körpergröße auf Stoff- und Kraftwechsel. Ebenda, Bd. 19 (1883), p. 536—562.*
228. — *Die Quelle der tierischen Wärme. Ebenda, Bd. 30 (1894), p. 73—142.*
229. — *Versuche über den Einfluß der Temperatur auf die Respiration des ruhenden Muskels. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1885, p. 38—66.*
230. — *Biologische Gesetze. Marburg 1887.*
231. — *Beiträge zur Ernährung im Knabenalter. Berlin 1902.*
232. — *Ueber die Anpassungsfähigkeit des Menschen an hohe und niedrige Lufttemperaturen. Arch. f. Hyg., Bd. 38 (1900), p. 120—147.*
233. — *Die Gesetze des Energieverbrauches bei der Ernährung. Leipzig u. Wien 1902.*
234. — *und* **Heubner, O.**, *Die natürliche Ernährung des Säuglings. Ztschr. f. Biol., Bd. 36, p. 1—55.*
235. — — *Die künstliche Ernährung eines normalen und eines atrophischen Säuglings. Ebenda, Bd. 38 (1899), p. 315—398.*
236. — *und* **v. Lewaschew**, *Ueber den Einfluß der Feuchtigkeitsschwankungen unbewegter Luft auf den Menschen während körperlicher Ruhe. Arch. f. Hyg., Bd. 29 (1897), p. 1—55.*
237. **Samkowy**, *Ueber den Einfluß der Temperatur auf den Dehnungszustand quergestreifter und glatter Muskulatur verschiedener Tierklassen. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 9 (1874), p. 399—402.*
238. **Sanders-Ezn, H.**, *Der respiratorische Gasaustausch bei großen Temperaturveränderungen. Ber. der Sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Klasse, 1867, p. 58—99.*
239. **Schattenfroh, A.**, *Respirationsversuche an einer fetten Versuchsperson. Arch. f. Hyg., Bd. 38 (1900), p. 93—113.*
240. **Schenck, F.**, *Ueber den Einfluß der Spannung auf die Wärmebildung des Muskels. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 51 (1892), p. 509—540.*
241. — *Ueber die Wärmeentwicklung des tätigen Muskels bei verschiedenen Temperaturen. Ebenda, Bd. 57 (1894), p. 572—605.*
242. — *und* **Bradt, G.**, *Ueber die Wärmebildung bei summierten Zuckungen. Ebenda, Bd. 55 (1893), p. 143—175.*
243. **Scherer**, *Die Respiration des Neugeborenen und Säuglings. Jahrb. f. Kinderheilk., Bd. 43 (1896), p. 471.*
244. **Schlossmann, A.**, *Weiteres zur Frage der natürlichen Säuglingsernährung. Arch. f. Kinderheilk., Bd. 33 (1902), p. 338.*
245. **—, Oppenheimer, C.**, *und* **Murschhauser, H.**, *Ueber den Gasstoffwechsel des Säuglings. Biochem. Ztschr., Bd. 14 (1908), p. 385—406.*
246. — *und* **Murschhauser, H.**, *Ueber den Einfluß des Alters und der Größe auf den Stoffwechsel des Säuglings. Ebenda, Bd. 18 (1909), p. 498—505.*
247. **Schmulewitsch, J.**, *Zur Muskelphysik und Physiologie. Ctbl. f. d. med. Wiss., 1867, p. 81—83.*
248. — *Ueber den Einfluß des Erwärmens auf die mechanische Leistung des Muskels. Wiener med. Jahrb., Bd. 15 (1868), p. 3. Zit. nach Frank.*
249. — *De certaines propriétés physiques et physiologiques des muscles. Compt. rend. de l'Acad. des Sc., T. 68 (1869), p. 936—938.*
250. **Schulz, H.**, *Ueber das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Stoffwechsel und Körpertemperatur bei den Amphibien. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 14 (1877), p. 78—91.*
251. **Sczelkow**, *Zur Lehre vom Gasaustausch in verschiedenen Organen. Ztschr. f. rat. Med., 3. Reihe, Bd. 17 (1863), p. 106—154. Aus dem 45. Bande der Sitz.-ber. d. Wiener Akad. (1862) abgedruckt.*
252. **Semon, F.**, *Notizen über die Körpertemperatur der niedersten Säugetiere (Monotremen). Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 58 (1894), p. 229—232.*
253. **Simpson, S.**, *Some observations on the temperature of the monkey. Journ. of Physiol., Vol. 28 (1902), Proc., p. 21—23.*

254. **Simpson, S.**, *Temperature range in the monkey in ether anaesthesia. Ebenda, Vol. 28 (1902), Proc., p. 37—40.*
255. — *The body-temperature of fishes and other marine animals. Proc. of the Roy. Soc. of Edinburgh, Vol. 28 (1908), 2, p. 66—84.*
256. — *Further observations on the body-temperature of fishes. Journ. of Physiol., Vol. 36 (1908), Proc., p. 42—44.*
257. — *and* **Galbraith, J. J.**, *An investigation into the diurnal variation of the body temperature of nocturnal and other birds, and a few mammals. Ebenda, Vol. 33 (1905), p. 225—238.*
258. — — *Observations on the normal temperature of the monkey and its diurnal variation, and on the affect of changes in the daily routine on this variation. Transact. of the Roy. Soc. of Edinburgh, Vol. 45 (1906), 1, p. 69—104.*
259. — *and* **Herring, P.**, *The effect of cold narcosis on reflex action in warm-blooded animals. Journ. of Physiol., Vol. 32 (1905), p. 305—311.*
260. **Slowzoff, B.**, *Ueber den Gaswechsel der Insekten und dessen Beziehung zur Temperatur der Luft. Biochem. Ztschr., Bd. 19 (1909), p. 497—503.*
261. **Smedley, E.**, *and* **Milner, R.**, *Dietary studies in public institutions in Philadelphia. U. S. Department of Agric., Off. of exp. Stat., Bull. No. 223. Washington 1910.*
262. **Snyder, C. D.**, *On the influence of temperature upon cardiac contraction and its relation to influence of temperature upon chemical reaction velocity. Univ. of California Publications, Physiol., Vol. 2 (1905), p. 125—146.*
263. — *The influence of temperature upon the rate of heart beat in the light of the law for chemical reaction velocity. II. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 17 (1906), p. 350—361.*
264. — *Der Temperaturkoeffizient der Geschwindigkeit der Nervenleitung. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1907, p. 113—117.*
265. — *Der Temperaturkoeffizient der Frequenz der überlebenden Sinus des Froschherzens bei extremen Temperaturen usw. Ebenda, 1907, p. 118—125.*
266. — *Der Temperaturkoeffizient für die Rhythmik der Bewegungen glatter Muskeln. Ebenda, 1907, p. 126—128.*
267. — *The temperature coefficient of the velocity of nerve conduction. Second communication. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 22 (1908), p. 179—201.*
268. — *A comparative study of the temperature coefficients of the velocities of various physiological actions. Ebenda, Vol. 22 (1908), p. 309—334.*
268 a. — *Why do temperature coefficients of physiological processes increase for the lower ranges and decrease for the higher ranges of temperature? Ebenda, Vol. 25 (1910), p. XXVII—XXVIII.*
269. **Soetbeer, F.**, *Ueber die Körperwärme der poikilothermen Wirbeltiere. Arch. f. exp. Pathol., Bd. 40 (1898), p. 53—80.*
270. **Sommer, G.**, *Versuche zur Bestimmung des thermischen Ausdehnungskoeffizienten des Muskels. Ztschr. f. Biol., Bd. 52 (1908), p. 115—129.*
271. **Sonden, K.**, *und* **Tigerstedt, R.**, *Untersuchungen über die Respiration und den Gesamtstoffwechsel des Menschen. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 6 (1895), p. 1—224.*
272. **Steiner, J.**, *Ueber die Wärmeentwicklung bei der Wiederausdehnung des Muskels. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 11 (1875), p. 196—206.*
273. **Störring, G. W.**, *Experimentelle Beiträge zur Thermodynamik des Muskels. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1895, p. 499—516.*
274. **Sutherland**, *Proc. of the Roy. Soc. of Victoria, N. S. Vol. 9 (1896). Zit. nach C. J. Martin (168).*
275. **Thunberg, T.**, *Mikrorespirometrische Untersuchungen über den Gasaustausch der Muskeln. Festschrift für Hammarsten, Wiesbaden 1906.*
276. **Tigerstedt, R.**, *Das Minimum des Stoffwechsels beim Menschen. Nordiskt Medicinskt Arkiv, Bd. 30 (1897), No. 37, p. 1—18.*
277. — *Skogsarbetarnes föda i nordvestra delen af Ångermanland. Hygiea (schwedisch), 1900, 1, p. 121—160.*
278. — *Die Physiologie des Stoffwechsels. Nagels Handb. der Physiol., Bd. 1 (1906), p. 331—556.*
279. — *Die Wärmeökonomie des Körpers. Ebenda, Bd. 1 (1906), p. 557—608.*
280. — *Der Energiewechsel. Oppenheimers Handb. der Biochemie, Bd. 4, Abt. 2 (1909), p. 1—92.*
281. — *Das Stoffwechselminimum beim Menschen. Archivio di Fisiol., Vol. 7 (1909), p. 426—434.*
282. — *Das Stoffwechselminimum beim Menschen. Nachtrag. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 23 (1910), p. 302—304.*

283. **Toulouse, Ed.**, et **Piéron, H.**, *Le mécanisme de l'inversion chez l'homme du rhytme nycthéméral de la température. Journ. de Physiol., 1907, p. 425—440.*
284. **Uffelmann**, *Handb. der Hygiene des Kindes, Leipzig 1881.*
285. **Valentin, G.**, *Zur Kenntnis der tierischen Wärme. Repert. f. Anat. u. Physiol., Bd. 4 (1839), p. 359—369.*
286. — *Beiträge zur Kenntnis des Winterschlafes der Murmeltiere. 27 Abhandlungen. Moleschotts Untersuch. zur Naturlehre, Bd. 1—5, 7—13 (1857—1888). Zit. nach dem ausführlichen Referate von Dubois.*
287. **Velten, W.**, *Ueber Oxydation im Warmblüter bei subnormalen Temperaturen. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 21 (1880), p. 361—398.*
288. **Vernon, H. M.**, *The relation of the respiratory exchange of cold-blooded animals to temperature. Journ. of Physiol., Vol. 17 (1895), p. 277—292.*
289. — *The relation of the respiratory exchange of cold-blooded animals to temperature. Ebenda, Vol. 21 (1897), p. 443—496.*
290. — *Heat rigor in cold-blooded animals. Ebenda, Vol. 24 (1899), p. 239—287.*
291. — *The death temperature of certain marine organisms. Ebenda, Vol. 25 (1899), p. 131—136.*
292. **Victorow, C.**, *Die kühlende Wirkung der Luftsäcke bei Vögeln. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 126 (1909), p. 300—322.*
293. **Voit, C.**, *Ueber die Wirkung der Temperatur der umgebenden Luft auf die Zersetzungen im Organismus der Warmblüter. Ztschr. f. Biol., Bd. 14 (1878), p. 57—160.*
294. **Wärri, O., Ignatius, J.**, und **Lund, L.**, *Ueber den Einfluß der Außentemperatur auf die Kohlensäureabgabe beim ruhenden nüchternen Menschen. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 20 (1908), p. 226—232.*
295. **Weinland, E.**, *Ueber Kohlehydratzersetzung ohne Sauerstoffaufnahme bei Ascaris, einen tierischen Gärungsprozeß. Ztschr. f. Biol., Bd. 42 (1901), p. 55—90.*
296. — *Ueber den anaëroben (anoxybiotischen) Abschnitt der intermediären chemischen Prozesse in den Puppen von Calliphora. Ebenda, Bd. 48 (1906), p. 87—140.*
297. — *und* **Riehl, M.**, *Beobachtungen am winterschlafenden Murmeltier. Ebenda, Bd. 49 (1907), p. 37—69.*
298. — — *Ueber das Verhalten des Glykogens beim heterothermen Tier. Ebenda, Bd. 50 (1908), p. 75—92.*
299. **Winternitz, R.**, *Vergleichende Versuche über Abkühlung und Firnissung. Arch. f. exp. Pathol., Bd. 33 (1905), p. 286—304.*
300. **Woodhead, G. S.**, *Effect of rest and work upon the temperature of the horse. Journ. of Physiol., Vol. 23 (1899), Proc., p. 15—18.*
301. **Yoshimura, K.**, *Die kühlende Wirkung der Lunge auf das Herz. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 126 (1909), p. 239—268.*
302. **Zuntz, N.**, *u. A., Untersuchungen an zwei hungernden Menschen. Arch. f. pathol. Anat., Bd. 131 (1893), Suppl..*
303. — *und* **Röhrig, A.**, *Zur Theorie der Wärmeregulation und der Balneotherapie. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 4 (1871), p. 57—90.*
304. — *und* **Schumburg**, *Studien zu einer Physiologie des Marsches, Berlin 1901.*

Die Produktion von Elektrizität.

Von **S. Garten,** Gießen.

Mit 69 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Man wird kaum fehlgehen, wenn man jeder lebenden Zelle tierischer oder pflanzlicher Natur, soweit also überhaupt erregbares Protoplasma in Betracht kommt, die Fähigkeit zuschreibt, elektrische Ströme hervorzubringen. Wo bisher solche bioelektrische Ströme nicht nachzuweisen waren, ist höchstens die Kleinheit, ungünstige Anordnung der Zellen und vielleicht die Geringfügigkeit der elektromotorischen Kräfte als Ursache dieses Fehlens anzusehen. Für den Physiologen ist die Hauptbedeutung dieser elektrischen Erscheinung darin zu sehen, daß sie ein zuverlässiges, und nicht zu selten das einzige Zeichen des Erregungsvorganges darstellt. Eine vergleichende Darstellung der bioelektrischen Ströme wird also zugleich einen Ueberblick über den Ablauf des Erregungsvorganges in den verschiedensten protoplasmatischen Gebilden liefern können.

Zu den bioelektrischen Strömen, die an den im Protoplasma fortgeleiteten Erregungsvorgang geknüpft sind, gesellen sich die sogenannten Demarkations-, Alterations- oder Längsquerschnittsströme. Der Sitz der elektromotorischen Kraft derselben wird an der Grenze zwischen der relativ normalen und absterbenden Substanz angenommen, und ihre Ursache wird von einem Teil der Forscher ebenfalls in der Hauptsache in einem veränderten chemischen Geschehen im Protoplasma des geschädigten Teiles gesehen. Andere Forscher glauben, daß jene Ströme durch eine Veränderung der Durchlässigkeitsverhältnisse der Zellmembranen bezw. Grenzschichten des Protoplasmas bedingt sind, wie sie alle schädigenden Eingriffe mit sich bringen können.

In noch ganz anderer Weise kann an der Oberfläche des Tierkörpers eine Elektrizitätsentwicklung zustande kommen, z. B. durch die Reibung trockener Horngebilde gegeneinander oder an der Luft, wobei recht beträchtliche Ladungen einzelner Teile beobachtet werden. Hier sind nur rein physikalische Vorgänge als Ursachen heranzuziehen, und diese Erscheinungen haben daher auch, abgesehen von ihren physiologisch bedeutungsvollen Folgen, in viel geringerem Maße das Interesse der Biologen beansprucht.

Bei dem Vergleich der Zellströme in der ganzen Tierreihe ergibt sich, daß ihr Verlauf überall ziemlich gleichartig ist. Es wird deswegen hier auf dieselben auch nur so weit einzugehen sein, als sie zeitliche oder quantitative Differenzen darbieten. Nur in einem Falle, bei der Elektrizitätsproduktion der elektrischen Fische, bei denen die sonst so unbedeutenden Zellströme so gewaltige Dimensionen annehmen, wird eine eingehendere Behandlung nötig werden.

Ueber die Ursache der durch die chemischen Prozesse im Körper auftretenden elektrischen Vorgänge sind mit der Entwicklung der physikalischen Chemie klarere Vorstellungen gewonnen worden. Man kann Cremer (74) völlig beistimmen, wenn er sagt, daß die bisher bekannten elektromotorischen Kräfte, wie sie durch Verschiedenheit in Konzentration und Beschaffenheit der Ionen und damit zusammenhängenden Ladungen bedingt werden, vollkommen ausreichen, um die Erscheinungen am Nerven prinzipiell zu erklären. Man brauche keine neuen elektromotorischen Kräfte anzunehmen. Wir können hinzufügen, daß nicht nur die Vorgänge am Nerven, sondern auch an anderen Zellen, selbst der gewaltige Schlag der elektrischen Fische durch jene physikalisch-chemischen Vorgänge erklärbar erscheinen. Dabei wird man mit den meisten Forschern ein Hauptgewicht auf die Bedeutung der Zellmembranen für die Erzeugung der so oft recht beträchtlichen Spannungsunterschiede zu legen haben, auf die zuerst von Ostwald (183) hingewiesen wurde.

Wie im einzelnen die Membran[1]) wirkt, ist noch nicht definitiv entschieden. In der Tat können verschiedene Möglichkeiten in Betracht kommen: Annahme einer echten semipermeablen Membran, die nur für die Wasserstoff- und Hydroxylionen des Wassers durchgängig ist, vgl. z. B. Haber und Klemensiewicz (132) oder einer anderen Membran, die Semipermeabilität im weiteren Sinne besitzt, d. h. die neben den Ionen des Wassers auch noch einzelne, aber nicht alle Ionen der sie benetzenden Salzlösungen hindurchtreten läßt oder den Durchtritt gewisser Ionen stärker verzögert. Die Ursache der bei Verletzung oder Erregung des Protoplasmas auftretenden Ströme kann dann entweder darin gesucht werden, daß sich plötzlich die Durchlässigkeit der Membran ändert, z. B. bei Querschnittsanlegung zerstört wird (Membrantheorie Bernsteins, 23 u. 24, Brünings, 55, und Auflockerungstheorie Höbers, 150 u. 151), oder daß bei Verletzungen und Tätigkeit neue elektrolytische Produkte im Protoplasma erst entstehen. Im ersten Falle wäre von vornherein ein elektrostatischer Gegensatz zwischen Hüllenaußenseite und Zellinhalt vorhanden. Man kann diese Theorie daher auch als neue Präformationstheorie bezeichnen.

Gerade die neueren Untersuchungen Cremers (74) und Habers und Klemensiewiczs (132) über elektrische Phasengrenzkräfte weisen darauf hin, daß die geringsten titrimetrisch kaum nachweisbaren Spuren

1) Cremer hat, worauf hier nur noch kurz verwiesen werden kann, in der soeben erschienenen Allgemeinen Physiologie der Nerven in Nagels Handbuch, IV, 2, 1909, p. 872, die Rolle der Membranen für die Erklärung der Ruheströme eingehend besprochen. Die Bedeutung der Membran liegt einmal darin, daß die Verteilungskoeffizienten zwischen den beiden Lösungsmitteln für den Elektrolyten und seine Ionen verschieden sind, und daß zweitens in der Membran die Wanderungsgeschwindigkeiten für die Ionen verschieden sind von den Wanderungsgeschwindigkeiten im angrenzenden Lösungsmittel.

von Säure oder Alkali ausreichen, an der Grenze von Glas, Phenol oder Benzol, die als zweite, bestimmte Ionen durchlassende Phase des Systems dienen können, sehr beträchtliche Potentialdifferenzen zu erzeugen.

Man wird durch die genannten Studien geradezu zu der Ansicht gedrängt, daß die Beobachtung der Aktionsströme einer fortlaufenden Untersuchung der chemischen Reaktionsänderung der Zelle entsprechen kann [2]), die aber vor der üblichen chemischen Untersuchung den Vorteil gewährt, sich an äußerst kleinen Objekten ausführen zu lassen und einen Vorgang, der sich in den kürzesten Zeitteilchen abspielt und rasch wieder verwischt wird, festzuhalten. Allerdings nimmt man die große Unsicherheit mit in den Kauf, daß wir bis jetzt weder Ort noch Art des Vorganges sicher bestimmen können.

Da über die chemischen Vorgänge, die den biologischen Strömen zugrunde liegen, im einzelnen noch nichts bekannt ist, so wird es sich empfehlen, die Einteilung rein äußerlich nach den Organen vorzunehmen, an denen sich die elektrischen Erscheinungen abspielen, wobei also ganz offen bleibt, ob im Wesen differente oder identische Prozesse für die Stromerzeugung in Betracht kommen. In jedem Falle würden dann, je nach der äußeren Ursache der Stromerzeugung, der Demarkationsstrom, die Aktionsströme und, wenigstens beim Nerven, die Folgen der Stromausbreitung bei Zufuhr eines fremden Stromes zu behandeln sein. Hieraus ergibt sich also folgende Einteilung:

A. Erscheinungen statischer Elektrizität.

B. Erscheinungen galvanischer Elektrizität im Tierkörper.

1. Die elektrischen Erscheinungen an quergestreifter Muskulatur, einschließlich Herz.
2. Die elektrischen Erscheinungen glatter Muskeln.
3. Die elektrischen Erscheinungen an Nerven (periphere, markhaltige und marklose Nerven).
4. Die elektrischen Erscheinungen an Epithel und Drüsenzellen.
5. Die elektrischen Erscheinungen am Auge.
6. Die elektrischen Erscheinungen an elektrischen Organen der Zitterfische.

C. Hinweis auf einige elektrische Erscheinungen an Pflanzen.

A. Statische Elektrizität.

Die ältesten Beobachtungen über elektrische Ladung des Tierkörpers gehen auf Pfaff 1817 (184) zurück, der mittels Goldblattelektroskopes feststellte, daß die menschliche Hautoberfläche meist eine positive Ladung aufweist. Später (1861) fand Meissner (170), daß auch bei sorgfältiger Vermeidung eines Reibens der Haare oder eines Druckes auf die Haut die Hautoberfläche eine elektrische Ladung besitzt. Im Gegensatz zu Pfaff erhielt er von Hand und Fuß vorwiegend negative Ladung. Ueber die Entstehungsursache derselben vermag auch er nichts auszusagen. Jedenfalls setzt er sie nicht der durch Reibung erzeugten Elektrizität gleich, wie sie beim Streichen

1) Wie gegen Säuren und Alkalien würde auch in geringem Maße gegen Zuwachs von Salzen die Glaskette mit einer Stromänderung reagieren.

des Kopfhaares mit den Händen und bei den Tieren an Federn und Pelz auftritt und sich hier ohne weiteres durch Funkenentladungen bemerklich machen kann.

Auf eine sehr bedenkliche Fehlerquelle weisen bei den oben genannten Bestimmungen Sommer und Fürstenau (211) hin. Nach ihnen kann eine Ladung der Finger dadurch vorgetäuscht werden, daß das Glasgefäß, welches die Metallblättchen enthält, durch Berührung (Reibung) selbst eine geringe Ladung angenommen hat. Sind nun zufällig die Blättchen des scheinbar entladenen Elektroskopes mit der gleichen Elektrizität wie das Glasgefäß geladen, so werden sie infolge der Abstoßung durch die Ladung des Glasgefäßes nicht divergieren. Sobald man aber mit dem Finger oder ebenso gut mit irgendeinem den Strom leitenden Körper den Metallknopf des Elektroskopes berührt, so tritt Divergenz auf, „als ob die Finger dem Elektroskop eine Ladung erteilt hätten". In Wirklichkeit hat der angenäherte Körper den Blättchen nur die Elektrizität entzogen, die die Divergenz verhinderte.

Der Versuch von Sommer und Fürstenau beweist, daß jedenfalls leicht Ladungen des menschlichen Körpers vorgetäuscht werden können. Natürlich ist damit nicht erwiesen, daß diese oder ähnliche Fehlerquellen bei allen früheren Versuchen wirklich im Spiele waren. Erwähnt sei, daß neuerdings Heydweiller (149) auch mit dem Quadrantelektrometer an der menschlichen Handfläche eine geringfügige Ladung von mehreren hundert oder tausend Volt nachweisen konnte.

Die im obigen schon kurz angedeutete Elektrizitätsentwicklung an Hautgebilden durch stärkere Reibung wurde von Exner (94 u. 95) eingehend untersucht, und namentlich die biologische Bedeutung des Vorganges klargelegt. Bei den Federn der Vögel findet er, daß das Schwingen der Federn in der Luft ihnen eine positive Ladung gab. Schon das ist physiologisch, wie Exner hervorhebt, für den Vogel bedeutungsvoll, da sich durch die Abstoßung der gleichnamigen Elektrizitäten die Federn versteifen, also in Lagen halten, wo sie der Luft den größten Widerstand entgegensetzen. Diese positive Ladung der Schwungfedern wurde bei 14 verschiedenen Vogelarten, deren Aufzählung hier zu weit führen würde, ausnahmslos nachgewiesen. Ferner ergab sich, daß Reiben von Flaumfedern an Schwungfedern beiden Federarten eine entgegengesetzte Ladung erteilte. Die Flaumfedern verhielten sich negativ, richteten sich also auf und wurden von den Schwungfedern angezogen. Auch dies dürfte für die Lagerung des Federkleides von Bedeutung sein. Aber auch zwei benachbarte Schwungfedern, die in ihrer natürlichen Lagerung gegeneinander gerieben werden, erhalten hierbei eine entgegengesetzte elektrische Ladung und zwar wird die obere Feder an ihrer unteren Fläche negativ, die untere an der oberen Fläche positiv elektrisch. Diese Erscheinung, von der er nur beim Nußhäher und der Saatkrähe Abweichungen feststellen konnte, ist ebenfalls geeignet, die Lagerung der Federn gegeneinander zu sichern. Ferner erhielt Exner bei 6 verschiedenen Vogelarten eine Ladung der Federn dadurch, daß er dieselben am frischen oder getrockneten Kopf, wie es beim Putzen der Tiere geschieht, durch den Schnabel hindurchzog.

Eine analoge Stellung zueinander, wie sie Deckfeder und Flaumfeder besitzen, scheinen nach Beobachtungen Exners in der Regel auch die Flaumhaare und Deckhaare des Säugetieres aufzuweisen.

Auch hier werden die Flaumhaare, gegen Deckhaare gestrichen, negativ, letztere positiv elektrisch geladen. Ausnahmen konnte er nur beim Eichhörnchen und Hamster feststellen, bei denen die Differenzen beider Haararten überhaupt nicht genügend scharf hervortraten.

Auch am Menschen ist die Fähigkeit der Haut selbst, durch Reibung eine stärkere elektrische Ladung anzunehmen, stark entwickelt, und es dürften hierauf wohl auch die Angaben über Individuen, welche elektrische Funken von sich geben sollen, zurückzuführen sein[1]. Nur als ein derartiger Versuch über Reibungselektrizität kann das jüngst beschriebene Experiment HARNACKS gelten (133 u. 134), durch Streichen der Fingerspitze auf dem Glasdeckel eines Kompasses die Magnetnadel zur Ablenkung zu bringen. Man muß den Ausführungen BETHES (27 u. 28), NICOLAIS (175) und SOMMERS und FÜRSTENAUS (211) gewiß beistimmen, daß die menschliche Fingerspitze hierbei nicht als Elektrizitäts*quelle* gedient hat, sondern daß die trockene Hornsubstanz des Fingers nur ein geeignetes Mittel war, Reibungselektrizität auf dem Glas zu erzeugen[2]. Ebenso gut wie am Menschen läßt sich nach BETHE auch mit Fußballen und Knöchel eines lebenden Hundes der Versuch ausführen. Auch durch Reiben mit Seide, also totem Material, konnten auf dem Glas dieselben hohen Spannungen von 1100 Volt erhalten werden, die HARNACK im günstigsten Fall mit seiner Zeigefingerspitze erzielte.

B. Erscheinungen galvanischer Elektrizität im Tierkörper.

1. Quergestreifte Muskulatur, einschließlich Herz.

Bei einem *Vergleich* der elektrischen Erscheinungen am Muskel braucht nur auf Demarkationsströme und Aktionsströme hier eingegangen zu werden, da andere elektrische Erscheinungen, wie die Polarisationsströme, fast ausschließlich am Froschmuskel beobachtet wurden. Ausnahme: BIEDERMANNS (29) Versuche am glatten Schließmuskel von *Anodonta.*

Demarkationsströme.

Bei der Messung des Demarkationsstromes handelt es sich in der Hauptsache um Feststellung der von Längsoberfläche und Querschnitt ableitbaren elektromotorischen Kraft und die Untersuchung ihrer zeitlichen Veränderungen. Daß die nach außen ableitbare elektromotorische Kraft infolge der Nebenschließung der die einzelnen Muskelfasern umspülenden Flüssigkeit etc. nur einen Teil der wahren elektromotorischen Kraft eines Muskels ausmachen kann, wurde von SAMOJLOFF (203) nachgewiesen. Immerhin beträgt für den Musculus sartorius des Frosches der im äußeren Kreis nachweisbare Teil der elektromotorischen Kraft 80 Proz. derjenigen, die man beobachten würde, wenn die Abgleichung durch die Hüllen nicht vorhanden wäre. Diese geringe

1) Eine Reihe derartiger Angaben sind z. B. von DU BOIS-REYMOND, Tierische Elektrizität, und LANDOIS, Lehrbuch der Physiologie, 10. Aufl., 1900, p. 764, zusammengestellt.

2) Vgl. hierzu auch den originellen Versuch SOMMERS (211) durch Reiben der Außenfläche einer gewöhnlichen, am besten noch ungebrauchten, Glühlampe mit dem Finger Leuchterscheinungen zu erzielen.

Differenz würde damit in Uebereinstimmung stehen, daß nach Beobachtung Hermanns (138) am Sartorius auf dem Querschnitt die interstitielle Substanz nur $^1/_{12,3}$ der Muskelsubstanz ausmacht. Wenn wir also versuchen, die elektromotorischen Kräfte in der Tierreihe zu vergleichen, so müßte eigentlich, wenn man die elektromotorische Kraft der Muskelfasern messen wollte, jedesmal auf die Entwickelung des Zwischengewebes Rücksicht genommen werden, was aber bisher noch nicht geschah.

Nach Mendelssohn (171) hatte Matteucci die an sich sehr plausible Annahme gemacht, daß der Demarkationsstrom beim Aufsteigen in der Tierreihe an elektromotorischer Kraft zunimmt. Für eine derartige Anschauung können wohl ältere Messungen herangezogen werden, bei denen aber, wie Du Bois-Reymond (35) bemerkt, unregelmäßige Muskelmassen, aber nicht parallelfaserige Muskeln Verwendung fanden, so daß hier Neigungsströme in Betracht kamen.

Für die elektromotorische Kraft der Froschmuskeln seien hier zunächst die Messungen Du Bois-Reymonds angeführt, die für den Demarkationsstrom des Musculus gracilis und semimembranosus je nach Art der Ableitung und dem Ernährungszustande der Frösche zwischen 0,035 bis 0,075, im Mittel 0,05 D [1]) ergaben. An gleicher Stelle erwähnt Du Bois-Reymond, daß für den Warmblüter (Kaninchen) bei raschester Präparation (Musculus sternocleidomastoideus) die elektromotorische Kraft höchstens 0,049 D betrug. Also nur etwa ebensoviel, wie bei einem gut ernährten Frosch.

Auch die zeitlichen Veränderungen des Demarkationsstromes wurden von Du Bois-Reymond bereits untersucht. Er gibt an (p. 230), daß nach 30 Minuten im Durchschnitt eine Abnahme auf 75 Proz., nach 60 Minuten auf 59 Proz., nach 120 Minuten auf 38 Proz eingetreten war.

Unterschiede zwischen Warm- und Kaltblütern in der Abnahme des Demarkationsstromes werden durch einen Versuch Matteuccis aus dem Jahre 1857 (nach Du Bois-Reymond, p. 247) demonstriert. Er setzte Säulen aus Tauben- und Kaninchenmuskeln solche aus Froschmuskeln entgegen und fand, „daß anfänglich erstere die Oberhand hatten, daß nach 20—30 Minuten der Strom 0 ward, und nach einer Stunde der Ausschlag im Sinne der Froschmuskeln geschah".

Die eingehendsten vergleichenden Versuche über die Größe des Demarkationsstromes und über das zeitliche Verhalten nach der Querschnittsanlegung verdanken wir Engelmann (92). Zugleich mit dem Verhalten der Skelettmuskulatur untersuchte er die Größe und Abnahme der elektromotorischen Kraft an dem Herzen der Tiere und stellte hier den bekannten Unterschied fest, daß der Demarkationsstrom am Herzmuskel im Gegensatz zu dem Strom am Skelettmuskel sehr rasch an Stärke abnimmt, aber durch Abschneiden eines nur kleinen Stückes Herzmuskulatur dicht beim alten Querschnitt nahezu oder vollständig seine alte Größe wiedergewinnt. Als Erklärung für diese Erscheinung wurde von ihm die auch noch jetzt geltende Vermutung ausgesprochen, daß im Herzmuskel die relativ kurzen Zellen für sich absterben und damit hier der Prozeß der Demarkation rasch zum Stillstand gelangt, während im Skelettmuskel der Prozeß, in-

1) Unter D ist hier und im folgenden die elektromotorische Kraft eines Daniellschen Elementes verstanden.

soweit die Muskeln dem Kreislauf entzogen sind, unaufhaltsam fortschreitet.

Es mag hier genügen, da die Arbeit an leicht zugänglicher Stelle steht, einige durchschnittliche Anfangswerte des Demarkationsstromes am Herzmuskel und Skelettmuskel der verschiedenen Tierarten anzuführen.

Anfänglicher Demarkationsstrom zwischen künstlichem Querschnitt an der Basis und der natürlichen Oberfläche an der Spitze des Herzens:

Tierart	elektromotorische Kraft in D	Tierart	elektromotorische Kraft in D
Anguilla fluviatilis	0,0265	*Columba livia*	0,0458
Rana esculenta	0,0311	*Cygnus oler*	0,0168
Triton cristatus	0,0124	*Mus musculus*, var. *albino*	0,040
Tropidonotus natrix	0,036	*Mus rattus*, var. *albino*	0,0446
Testudo graeca	0,022	*Lepus cuniculus*	0,0363

Anfänglicher Demarkationsstrom zwischen künstlichem Querschnitt und natürlichem Längsschnitt von Skelettmuskeln:

Tierart	Muskel	elektromotor. Kraft in D
Anguilla fluviatilis	Seitenrumpfmuskeln	0,0276
Testudo graeca	Brustmuskeln	0,0291
Columba livia	Brust- u. Oberschenkelmuskeln	0,076
Mus musculus, var. *albino*	Oberschenkelmuskeln	0,030
Mus rattus, var. *albino*	Adductoren des Oberschenkels	0,0424
Lepus cuniculus	„ „ „	0,0423

Aus den angeführten Zahlenwerten geht jedenfalls hervor, daß eine wesentliche Differenz in der Größe der Demarktionsströme, wenigstens soweit die Wirbeltiere in betracht kommen, nicht besteht [1]).

Bei quergestreiften Muskeln Wirbelloser sind zum Teil recht bedeutende Demarkationsströme beobachtet worden. So findet TSCHACHOTIN (216) bei *Palinurus* Werte von 41,4, und in einem anderen Versuche 82—92 Millivolt [2]). Etwas kleinere Werte erhielt er bei der Heuschrecke (*Acridium*). In einem Versuch betrug die elektromotorische Kraft 78 Millivolt, in zwei anderen 32 und 34 Millivolt. Bei *Maja squinado* endlich wurden 26 Millivolt gemessen.

Bemerkenswert erscheint ferner die Angabe TSCHACHOTINS, daß bei der Autotomie des Schwanzes der Eidechse am Körperstumpf sehr geringe Demarkationsströme auftreten, dagegen am abgebrochenen Teil dieselben viel bedeutender sind.

Aktionsströme.

Noch seltener als über die Demarkationsströme sind vergleichende Untersuchungen über die Aktionsströme, namentlich der Skelett-

---

1) In letzter Zeit haben GALEOTTI und DI CRISTINA (105) zahlreiche Messungen der Potentialdifferenz an Froschmuskeln vorgenommen und geben folgende Mittelwerte:

für den Musculus	tibialis	31,5 Millivolt
„ „ „	sartorius	49,5 „
„ „ „	gastrocnemius	41,1 „

Betreffs ihrer Messungen an hyperämischen, degenerierenden und narkotisierten Muskeln muß auf das Original verwiesen werden.

2) Daß bei den kurzen, keineswegs parallelfaserigen Beinmuskeln dieser Tiere Neigungsströme in Betracht kommen müssen, braucht wohl nicht noch hervorgehoben zu werden. (Vergl. hierzu die Vermutung TSCHACHOTINS (p. 588), daß die Größe des Demarkationsstromes von der funktionellen Energie abhängt.)

muskeln, vorgenommen worden. Die Mehrzahl der Untersuchungen geht auch hier von Beobachtungen am Frosch aus, und wir wissen, für dessen Muskeln wenigstens, ziemlich gut die maximalen Werte der elektromotorischen Kraft bei Zimmertemperatur und den zeitlichen Verlauf, sowie die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Negativitätswelle. Nach Beobachtungen von Burdon-Sanderson und Gotch (63) kann in Uebereinstimmung mit älteren Angaben Bernsteins der Aktionsstrom eine höhere elektromotorische Kraft als der Demarkationsstrom besitzen. So geben die beiden ersteren Autoren folgende Werte an:

	Musculus gastrocnemius	Musculus sartorius
Aktionsstrom	0,084 D	0,25 D
Längsquerschnittsstrom	0,04 D	0,029 D

Dabei wird bemerkt, daß, da die Messung auf kurze Einschaltung einer gegensinnigen elektromotorischen Kraft beruht, die elektromotorische Kraft in einem sehr kleinen Zeitteilchen auch noch höhere Werte besitzen kann. Später hat Burdon-Sanderson (64) aus den Kapillarelektrometerkurven des Muskels die wirksame elektromotorische

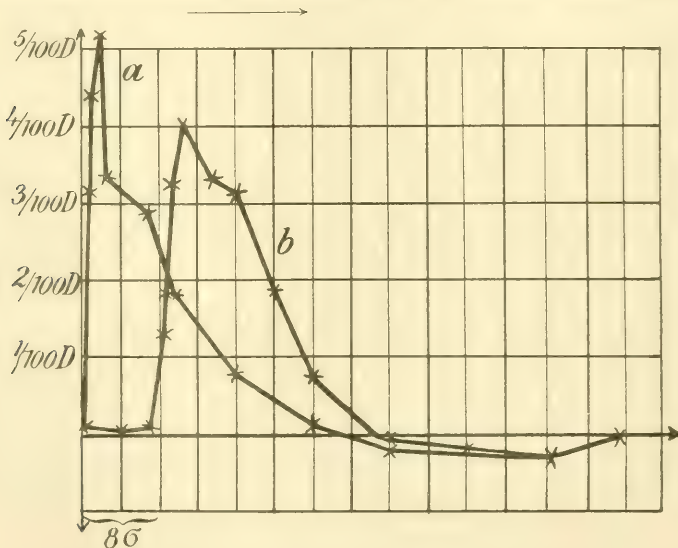


Fig. 1. Einphasischer Aktionsstrom des Musculus sartorius von *Rana esculenta*. *a* Ableitung von der Reizstelle, *b* Ableitung von einem 20 mm entfernten Punkt. (Aus Garten, Ueber rhythmische elektrische Vorgänge im quergestreiften Skelettmuskel, Bd. 26 der Kgl. Sächs. Ges. d. W. 1901.)

Kraft zu berechnen versucht. Auch hier wurde eine den Demarkationsstrom an Stärke übertreffende negative Schwankung ermittelt, so daß, wie die Forscher schon früher bemerkten, der Ausdruck „negative Schwankung“ eigentlich nicht als berechtigt anzusehen ist.

Ich selbst habe gelegentlich (107) die Aktionsströme durch Analyse der Kapillarelektrometerkurven vom Musculus sartorius des Frosches zu rekonstruieren versucht und erhielt z. B. für die Maxima der elektromotorischen Kräfte bei Kurven des einphasischen Aktionsstromes und direkter Muskelreizung folgende Näherungswerte: bei Zimmertemperatur 0,052 D (an der Reizstelle), 0,040 D (bei Ableitung

20 mm von der Reizstelle entfernt) und bei + 1,5° C 0,054 D (bei Ableitung von der Reizstelle) in einem anderen Versuche.

Aehnliche Werte erhielt ich auch beim doppelphasischen Aktionsstrome[1]). Bei Zimmertemperatur betrug das Maximum der ersten Phase 0,051, 0,0485, 0,050 D, und zwar war die Zwischenstrecke[2]) beim ersten Versuch = 19 mm, bei den beiden letzten = 0.

Was die Dauer des Anstieges betrifft, so wird nach HERMANN (139) das Maximum der Negativität am Froschmuskel bei Zimmertemperatur zwischen 1,1 und 3,5 σ nach der Reizung an der Reizstelle auftreten müssen. Ich selbst fand unter ähnlichen Bedingungen (107) Anstiegszeiten, die 1,6 bis 2,0 σ betrugen, wenn man den Vorgang an der Reizstelle selbst untersucht. An einem von der Reizstelle entfernteren Punkt nimmt die Negativität nach meinen Versuchen in 2,4—3,2 σ ihr Maximum an. Beistehende Fig. 1 gibt die Analyse einer derartigen Kapillarelektrometerkurve wieder. Auf derselben entspricht 1 mm der Ordinate der elektromotorischen Kraft von $^1/_{1000}$D, 1 mm der Abzsisse 0,8 σ. Die Kurve a stellt den Vorgang an der Reizstelle dar, die Kurve b bei einer Zwischenstrecke von 20 mm.

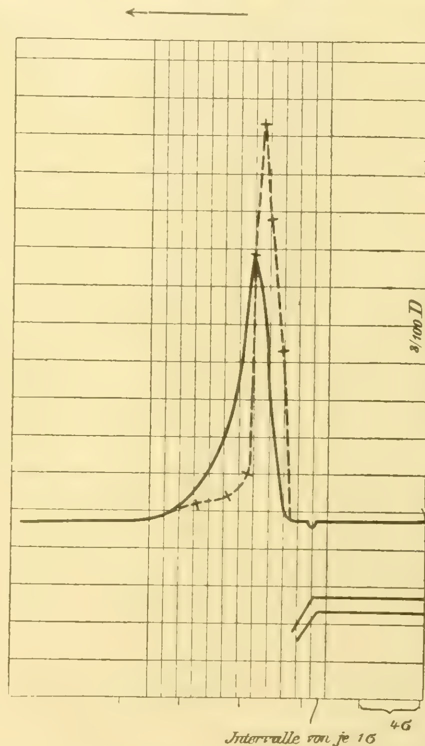


Fig. 2. Einphasischer Aktionsstrom vom Musculus gastrocnemius des Kaninchens. Die ausgezogene Linie stellt die Seitenkurve selbst dar, die gestrichelte Linie die analysierte Kurve. (Aus GARTEN, Beiträge zur Kenntnis des Erregungsvorganges im Nerven und Muskel des Warmblüters, Ztschr. f. Biol., Bd. 52, 1909.)

Der naheliegende Versuch, den Stromverlauf an den oft ja sehr verschieden rasch reagierenden Muskeln verschiedener Kaltblüter, insbesondere z. B. der Schildkröte, zu untersuchen, ist bisher meines Wissens noch nicht zur Ausführung gekommen, obgleich die Versuche BABKINS (3), an verschieden rasch zuckenden Muskeln des Frosches Unterschiede im Verlaufe der Aktionsströme nachzuweisen, immerhin zu dem Ergebnis geführt hatten, daß in dem langsam reagierenden Musculus hyoglossus die Anstiegszeit des Aktionsstromes

1) Bei sehr kleinen Elektrodendistanzen, die in den angeführten Versuchen nicht verwendet wurden, ist bekanntlich aus naheliegenden Gründen das Maximum der ersten Phase des zweiphasischen Aktionsstromes kleiner als das Maximum des einphasischen Stromes.

2) Unter „Zwischenstrecke" wird hier und im folgenden der Abstand der der Ableitungsstrecke näheren Reizelektrode von der der Reizstrecke näheren Ableitungselektrode verstanden.

eine größere und die Leitungsgeschwindigkeit eine entsprechend kleinere war als in dem rasch reagierenden Musculus sartorius.

Von Warmblütern sind verhältnismäßig nur wenige Versuche zum Vergleich heranzuziehen. In Fig. 2 ist eine von mir mit dem Saitengalvanometer (108) aufgenommene Kurve des einphasischen Aktionsstromes des Musculus gastrocnemius des Kaninchens wiedergegeben bei Reizung vom Nerven aus. Die gestrichelte Kurve soll den Verlauf des Aktionsstromes selbst darstellen, wenn man mit Hilfe einer Eichungskurve aus der Kurve des Saitengalvanometers selbst in erster ganz roher Annäherung die Rekonstruktion durchführt. Die Anstiegzeit beträgt hier ca. 2 σ und die elektromotorische Kraft etwas mehr als 0,03 Volt. Berücksichtigt man, daß in letzterem Falle der Muskel, von Blut durchströmt, wenigstens nahezu normale Körpertemperatur hatte, so sind die zeitlichen Differenzen gegenüber dem oben beschriebenen Aktionsstrom des Frosches recht gering. Nur der Rückgang ist unvergleichlich rascher, als man es beim Frosche zu sehen gewohnt ist.

Von besonderem Interesse war die Beobachtung Hermanns über den Aktionsstrom am menschlichen Muskel (140). Es gelang ihm bereits 1878 mittels des Bernsteinschen Rheotoms bei Reizung der Nerven am Oberarm die doppelphasische Schwankung der Unterarmmuskulatur zu registrieren. Am besten sind die zeitlichen Verhältnisse in den unter Hermann hergestellten „Reotachogrammen" von Matthias (164) zu erkennen. Im Gegensatz zu den Versuchen am freigelegten und dem Kreislauf entzogenen Tiermuskel fehlte hier jedes Dekrement. Auch war die Leitungsgeschwindigkeit wesentlich höher als in dem so oft untersuchten Skelettmuskel des Kaltblüters und betrug etwa 10—13 m. Entsprechend der relativ langen Bussolschlußdauer (4,5 σ) ist, wie Hermann selbst hervorhebt, eine genauere Feststellung des zeitlichen Verlaufes der Negativität im einzelnen Querschnitt des Muskels nach seiner Methode nicht gut möglich. — Neuerdings hat Piper (185) mit dem Saitengalvanometer die Registrierung der Aktionsströme der Unterarmflexoren (Reizung des Nervus ulnaris in der Bicepsfurche mit einem Oeffnungsschlag) wieder aufgenommen und konnte dabei bei günstiger Lage der Elektroden, wie seine Fig. 1, Taf. 4, zeigt, einen ziemlich glatten doppelsinnigen Ausschlag der Saite des Saitengalvanometers erhalten. Betreffs der Veränderungen dieser Kurvenform durch Veränderung der Ableitungsstellen muß auf das Original verwiesen werden.

In beistehender Fig. 3 ist ein doppelphasischer Aktionsstrom der Unterarmflexoren, der keine sekundären Wellen erkennen läßt, wiedergegeben, wie er bei Reizung des Nervus medianus 8 cm oberhalb der Ellbogenbeuge mit einem Oeffnungsinduktionsschlag erhalten wurde. Soweit man ohne Analyse [1]) erkennen kann, ist die Anstiegsdauer etwas länger, als sie beispielsweise am Musculus gastrocnemius des Kaninchens

1) Ich möchte auch hier nachdrücklich bemerken (vgl. 108, p. 556), daß bei Ableitung von der Hautoberfläche durch die Kondensatorwirkung bezw. Polarisation der Haut, wie man sich leicht durch eine Eichungskurve bei stark gespannter Saite veranschaulichen kann, die Veränderungen der elektromotorischen Kräfte im Muskel nur stark entstellt wiedergegeben werden können. So typisch also auch die oben wiedergegebene Kurve des zweiphasischen Aktionsstromes erscheint, so ist man doch durch den genannten Uebelstand durchaus nicht so leicht in der Lage, aus ihr Genaueres über den wahren Ablauf des elektromotorischen Vorganges im Muskel zu ermitteln.

gefunden wurde. Diese Erscheinung ist wohl darauf zurückzuführen, und darauf ist schon von Hermann und Piper hingewiesen worden, daß die Nerveneintrittsstellen in sehr verschiedenen Muskelquerschnitten liegen, und demnach der Erregungsvorgang unter der oberen Elektrode nicht gleichzeitig alle Muskelquerschnitte ergreift. Dadurch wird aber der Ablauf des elektrischen Vorganges verzögert und auch das Maximum der elektromotorischen Kraft herabgesetzt.

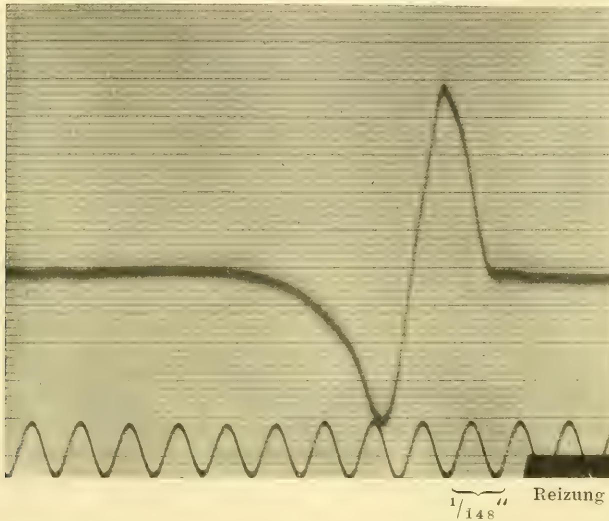


Fig. 3. Zweiphasischer Aktionsstrom der Unterarmflexoren des Menschen (Mechaniker 19 Jahr) bei Reizung des Nervus medianus 8 cm über der Ellbogenbeuge. Die obere Ableitungselektrode ist 7 cm, die untere (distale) 21,5 cm von der Ellbogenbeuge entfernt (Länge des Unterarmes bis zum Handgelenk 27,5 cm). Reizung durch Oeffnungsschlag bei Ra 7 cm, Reizschwelle bei 8,5 cm, 1 Stimmgabelschwingung ist = $^1/_{148}$''.

Muskelrhythmen.

Seit von Buchanan (58) und mir (107) nachgewiesen wurde, daß der Skelettmuskel des Frosches imstande ist, eine Reihe periodischer Erregungen hervorzubringen, durch Eingriffe und Reize, die an sich nicht den Keim jener Periodizität in sich tragen, sind mehrfach diese periodischen Aktionsströme der Untersuchung auch bei verschiedenen Tierarten unterworfen worden. Zunächst haben Dittler und Tichomirow (80) festgestellt, daß beim Frosch der Lebenszustand des Tieres auf die Rhythmenzahl von Einfluß ist. Winterfrösche gaben ihnen eine durchschnittliche Schwankungsfrequenz von 60 pro Sekunde, während sie bei Sommerfröschen die von den obengenannten Autoren beobachteten Durchschnittswerte von etwa 100 pro Sekunde erhielten. Spezielle Versuche über die Abhängigkeit der Frequenz von der Temperatur ergaben die Tatsache, daß bei einer um 10° höheren Temperatur der Periodenwert etwa auf die Hälfte sank, bei Herabsetzung um 10° auf das Doppelte anstieg. Gerade dieser Punkt ist für den Vergleich beim Warmblüter von Bedeutung. Auch die anderen Ergebnisse der Verff. weisen auf die wichtige Tatsache hin, daß der Muskelrhythmus von der Stärke der Reizung und anderen derartigen Einflüssen unabhängig ist. Nach Beobachtungen Buchanans (1908,

59) würden die Rhythmen ceteris paribus bei verschiedenen Froschmuskeln verschieden sein (100 beim M. gastrocnemius, beim M. sartorius häufiger 50—60, bisweilen mit rascherem Rhythmus kombiniert). Die Verf. bezieht die Unterschiede auf den Gehalt der Muskelfasern an sarkoplasmaarmen und sarkoplasmareichen Fasern. Dafür, daß bei träge reagierenden Muskeln der Kaltblüter auch der Rhythmus ein wesentlich langsamerer ist, spricht die neue Beobachtung Dittlers, die er die Güte hatte mir mitzuteilen, daß der M. omohyoideus von *Emys europaea* bei 19° C etwa einen Rhythmus von 30 pro 1″ besitzt.

Endlich sei noch erwähnt, daß nach meinen Erfahrungen namentlich bei indirekter Reizung, z. B. Schließungstetanus vom Nerven aus, die Perioden im Beginn der Reizung am deutlichsten hervortreten. Man gewinnt bei Betrachtung solcher Kurven den Eindruck, als ob die Größe der Schwankungen einem ziemlich unregelmäßigen Wechsel unterliegt. Derselbe würde sich, worauf ich früher hingewiesen habe (107), leicht durch folgende Annahme erklären. Je nach dem Zustand der verschiedenen Fasern werden die Perioden, in denen dieselben auf den vom Nerven eintreffenden Reiz antworten, nie ganz gleich sein. Bei Längsquerschnittsableitung wäre sogar der Fall denkbar, daß trotz einer periodischen Tätigkeit sämtlicher Fasern nur eine gleichmäßige andauernde Schwankung des Demarkationsstromes zur Beobachtung käme. Dies würde aber nur dann erfolgen, wenn für längere Zeit unter der Ableitungselektrode die elektromotorische Gesamtwirkung sämtlicher Fasern sich konstant hielte, wenn also beispielsweise in einem Querschnitt, den man sich durch den Muskel gelegt denken kann, jederzeit ebenso viel Fasern in einem Zustande der schwächsten, der stärksten oder irgendeiner mittleren Negativität sich befänden. In jedem anderen Falle käme wechselnde Zu- und Abnahme der Negativität an der Ableitungsstelle zur Beobachtung. Besitzt endlich der größte Teil der Fasern eine mittlere Rhythmik, der Rest dagegen eine langsamere oder schnellere, so werden die Perioden denen der Fasermehrzahl entsprechen. Die Perioden der übrigen Fasern kommen dadurch zur Geltung, daß in gewissen Zwischenräumen eine Verstärkung der von der Fasermehrzahl gelieferten negativen Schwankungen auftritt. Ich habe auf diesen Punkt hier aufmerksam gemacht, weil man gerade bei den Rhythmen des Warmblüters bisweilen derartige periodische Verstärkungen und Abschwächungen des Rhythmus beobachten kann.

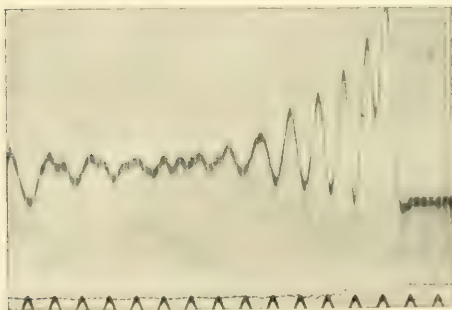


Fig. 4. Einphasische Aktionsströme vom Musculus gastrocnemius des Kaninchens. Reizung vom Nerven aus mit 4 D, Temperatur 36,5°. 1 Schwingung der Zungenpfeife = 4 σ, Abstand von je 2 der weißen Ordinaten nahezu = 1 σ (1,0426). Aus Garten, Beiträge zur Kenntnis des Erregungsvorganges im Nerven und Muskel des Warmblüters. Ztschr. f. Biol., Bd. 52 (1909), Taf. XV, Fig. 24.

Auch für den Warmblütermuskel ist in den letzten Jahren ein Eigenrhythmus nachgewiesen worden. So erwähnt Buchanan (57) bereits 1908 in ihrer vorläufigen Mitteilung, daß sie bei Durch-

strömung des Nervus medianus mit einem konstanten Strom in einem Falle von den Muskeln des Unterarmes Aktionsströme erhielt, deren Frequenz etwa 50 pro 1 Sekunde betrug. Ferner fand Piper (186), daß im Schließungstetanus, abgesehen von der doppelphasischen Stromschwankung zu Beginn, „der Aktionsstrom in Form sehr zahlreicher Stromwellen von sehr kleiner Amplitude und sehr variabler Länge“ verläuft. Die zuerst bei relativ schwacher Nervenreizung (22 Volt) gemachte Beobachtung konnte neuerdings der genannte Forscher auch bei Reizung des Nerven mit stärkerem Strom (40 Volt) bestätigen (187). (Vgl. hierzu meine sogleich zu erwähnenden Versuche.)

Ich selbst habe (108) zunächst am Gastrocnemius des Kaninchens die Rhythmen untersucht, die man bei Ableitung von Längsschnitt und Querschnitt des Muskels erhält, wenn man den Nerv mit einem starken absteigenden Strom durchsetzt. Es ergab sich, daß die Frequenz, wie es Dittler und Tichomirow am Froschmuskel beobachtet hatten, in hohem Maße von der Temperatur abhing. Bei 36,5 ^{0} konnte sie im extremsten Fall bis auf 30 herabgehen, zeigte aber durchschnittlich bei Körpertemperatur einen Wert von 5 σ. Bei 25 ^{0} Muskeltemperatur sind dagegen Werte zu beobachten, die um etwa 10 σ liegen. In beistehender Fig. 4 sind die ersten Rhythmen, die in der Regel etwas rascher und regelmäßiger als die späteren verlaufen, bei einer Muskeltemperatur von 36,5 ^{0} wiedergegeben, und zwar wurde hier für die ersten 6 Rhythmen ein Mittelwert von sogar nur 3,7 σ gefunden (eine Ordinate der Figur beträgt rund 1 σ). Die gleichen Muskelrhythmen erhält man übrigens, ganz wie es Buchanan beim Frosch gefunden hat, auch bei Reizung des Nerven mit sehr frequenten Wechselströmen. Es sei noch erwähnt, daß bei der Katze Rhythmen von ungefähr den gleichen Zeitwerten zu erhalten waren. Auch beim Menschen gelang es mir, sowohl bei Reizung des Nerven mit dem konstanten Strome, als auch bei Reizung des Nerven mit sehr frequenten Wechselströmen Rhythmen von rund 5 σ zu erhalten, wenn man die ersten Erregungen berücksichtigt. An späteren Stellen der Kurven sind die Rhythmen, da es sich ja hier um doppelphasische Aktionsströme handelt, schwer noch sicher zu analysieren (vgl. hierzu die Bemerkungen von Piper, 185). Ich schätzte sie an einigen Stellen der Kurven auf 10—6 σ.

In allerletzter Zeit hat Dittler (81) für das Zwerchfell des Kaninchens ebenfalls bei Reizung des Nerven mit dem konstanten Strome Reihen von Aktionsströmen erhalten, deren Frequenz allerdings bei einer Temperatur, die etwas unter der Körpertemperatur liegt (32—36 ^{0}), auf 60—70 geschätzt wird.

Diese rhythmischen Erregungsvorgänge im Muskel haben dadurch besonderes Interesse gewonnen, daß ähnliche, nach einigen Autoren die gleichen Perioden von Aktionsströmen im Muskel auftreten, bei der reflektorischen Innervation des Muskels oder, wie beim Menschen, bei der willkürlichen Innervation. Piper (188), der zuerst am Unterarm des Menschen bei der willkürlichen Innervation die Aktionsströme mit dem Saitengalvanometer verfolgte, fand, daß etwa 50 Erregungen pro 1'' bei der willkürlichen Kontraktion den Muskel durchsetzten. Nach diesem Forscher würden die durch Nervenreizung erhaltenen Erregungsvorgänge sich in wesentlich kürzeren Intervallen folgen. Daß dieses nicht immer zutrifft und der durch Nervenreizung aus-

gelöste Rhythmus bisweilen gleich oder sogar länger sein kann, als der bei willkürlicher Muskelkontraktion beobachtete, wird von mir demnächst gezeigt werden (115).

In Anlehnung an die ältesten Beobachtungen Burdon-Sandersons (65) hat Buchanan nachgewiesen, daß am äußerst schwach mit Strychnin vergifteten Frosch von einem sich kontrahierenden Muskel Kapillarelektrometerkurven erhalten werden, die neben einer Reihe langsamerer Schwankungen (negative Schwankung des Längs-Querschnittsstromes) — 3 bis 14 pro Sekunde — eine große Zahl aufgesetzter kleinerer Zacken zeigen, deren Rhythmus dem bei künstlicher Reizung des Nerven oder Muskels auftretenden Eigenrhythmus entspricht. Buchanan (59) hat dann in sehr sinnreicher Weise die Temperatur des Rückenmarks herabgesetzt unter Konstanthaltung der Temperatur des Muskels. In diesem Falle änderte sich nur die Periode der großen Wellen, aber nicht in merklichem Maße der Abstand der aufgesetzten Zacken. Wurde umgekehrt die Temperatur des Muskels bei konstant gehaltener Temperatur des Rückenmarks verändert, so blieben die großen Wellen im alten Rhythmus bestehen, dagegen nahmen die Abstände der kleinen Zacken mit steigender Temperatur ab, mit sinkender zu. Buchanan zieht hieraus den Schluß, daß, wenigstens zunächst beim strychninisierten Frosch, die kleinen Wellen der Kurven als periphere Organrhythmen anzusehen sind. (Vgl. dazu meine unten zu schildernden Versuche am Zitterwels, die zu einem abweichenden Ergebnis geführt haben.) Kurz zuvor hatte, wie oben erwähnt, Piper (188) gezeigt, daß man bei Ableitung der Aktionsströme vom menschlichen Vorderarm zum Saitengalvanometer bei der willkürlichen Innervation ungefähr 50 Oscillationen in der Sekunde erhält, die nach ihm wahrscheinlich die Periode der zentralen Innervation darstellen würde. Buchanan (59) findet ebenfalls mit dem Kapillarelektrometer bei der willkürlichen Innervation derartige periodische Aktionsströme, allerdings betont sie, daß sie bei ihren Auszählungen meist zu höheren Werten gelangt. „In the hand-muscles a response frequency of 100 to 140 per second appears more often, than any slower one.“ Bei den Masseteren schätzt sie die Zahl zwischen 170 und 200 pro Sekunde.

Interessanterweise fand nun Dittler (81), daß bei der natürlichen Innervation des Zwerchfelles beim Kaninchen im vorderen Zwerchfellschenkel rhythmische Aktionsstromschwankungen zu beobachten waren, die eine Frequenz von 60—70 in der Sekunde erreichten. In den verschiedenen Stadien der Atmung, bei schwach und stärker entwickeltem Muskeltonus hatten sie die gleiche Frequenz. Dabei hatte, und das muß besonders hervorgehoben werden, die Temperatur des Muskels einen deutlichen Einfluß auf diese Oscillationsfrequenz, obgleich doch die natürliche Erregung vom Zentrum stets in wohl ziemlich gleicher[1]) Weise auf den Muskel einwirkte. Wie oben erwähnt, konnte Dittler durch künstliche Nervenreizung mit dem konstanten Strom die gleiche Frequenz erzielen.

Für die bei willkürlicher Innervation zu beobachtenden Aktionsströme der Unterarmflexoren sei nach neuen eigenen Versuchen in bei-

1) Nach einer Mitteilung Herrn Kollegen Dittlers sank während der Versuche (offenbar wegen der künstlichen Ventilation) auch die Rectumtemperatur stark ab.

stehender Fig. 5 Kurve a als Beispiel angeführt. Unmittelbar nach Beginn beobachtet man 6 größere, nach oben gerichtete Zacken in ziemlich regelmäßigem Intervall. Hier würde sich für ihren mittleren Abstand 15,5 σ ergeben, oder es würde das pro 1 Sekunde 64,35 rhythmischen Erregungen entsprechen, wenn man nur diese Zacken als den Ausdruck einer den Muskel durchsetzenden Erregungswelle auffassen will (vgl. Piper).

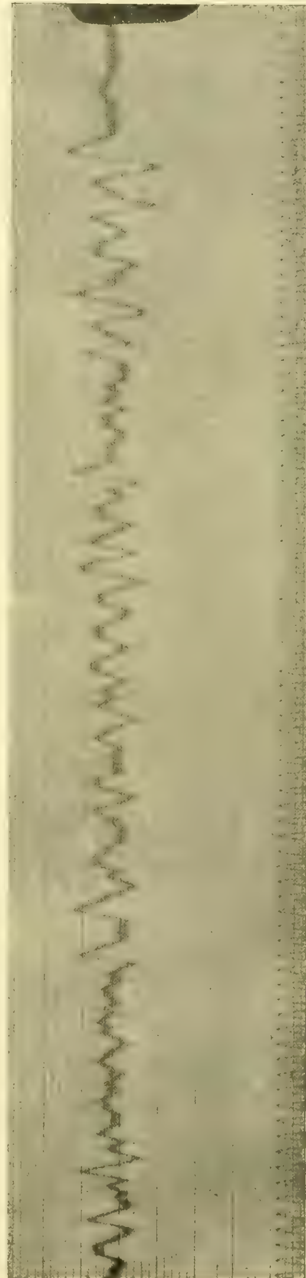


Fig. 5a.

Bei der gleichen Ableitung sind die Kurven Fig. 5 b und c aufgenommen, bei denen der Nervus ulnaris am Oberarm mit dem konstanten Strome gereizt wurde. Die Versuchsperson, ein 19-jähriger Mechaniker, mußte ausdrücklich darauf achten, daß er nicht während des Versuches willkürliche Kontraktionen ausführte. In Kurve b wurde mit einer Batterie von 30 Volt Spannung gereizt. Die nach dem ersten starken Aktionsstrom lange anhaltenden Oscillationen zeigen teilweise Gruppen von ziemlich regelmäßig sich folgenden größeren Schwankungen, die durchaus nicht immer kürzer, als die oben beschriebenen Oscillationen bei willkürlicher Innervation sind. So fand sich in beistehender Kurve als Mittel aus 5 Oscillationen nahe am Kurvenanfang 21,6 σ pro Zackenabstand, was 46,25 Schwankungen pro 1 Sekunde entsprechen würde. Später fanden sich 4 Oscillationen mit einer Distanz von durchschnittlich 22,3 σ entsprechend 44,85 Oscillationen pro 1 Sekunde.

In Kurve c ist das entgegengesetzte Verhalten abgebildet, wie ich es im vorliegenden Falle bei Reizung mit 40 Volt erhielt. Hier ergab der Mittelwert von 6 Oscillationen auf der ersten Meßstrecke 11,4 σ, entsprechend 87,06 Schwankungen pro 1 Sekunde und auf einer zweiten Meßstrecke fanden sich 12 Oscillationen mit einem Mittelwert von 9,53 σ oder 105 Oscillationen pro 1 Sekunde. Sowohl bei willkürlicher Kontraktion, wie beim Schließungstetanus treten, wie auch die Figuren zeigen, häufig Reihen kleinerer Zacken auf, bei deren Auszählung sich wesentlich kleinere Werte ergeben würden. Es bestehen also, wie ich auch schon früher hervorhob, zwischen Form der



Fig. 5c.



Fig. 5b.

Aktionsströme bei willkürlicher Kontraktion und beim Kathodenschließungstetanus keine wesentlichen Unterschiede.

Die Aktionsströme des Herzmuskels.

Bei den Aktionsströmen des Herzens schienen bis in die letzten Jahre zwischen Kaltblüter und Warmblüter auffallende Unterschiede zu bestehen, die aber, wie sich jetzt herausgestellt hat, in der Hauptsache auf unphysiologischen Untersuchungsmethoden, wie sie beim Kaltblüter leicht angewendet werden konnten, beruhten.

Zuerst haben MARCHAND (166 u. 167) und ENGELMANN (91) am herausgeschnittenen Ventrikel des Froschherzens mittels des Rheotoms bei künstlicher Reizung den Aktionsstrom untersucht. Es konnte festgestellt werden, daß die erregte Stelle sich negativ verhält und die Erregung sich nach allen Richtungen hin fortpflanzt. Entsprechend der raschen Abnahme des Demarkationsstromes wurden, trotz Ableitung von der verletzten Basis und der Herzspitze, doppelphasische Aktionsströme erhalten, und je nach dem Ort der Reizung folgte auf die Negativität der Basis die Negativität der Herzspitze und umgekehrt. Kurz, es war ganz dieselbe Reaktion zu erzielen, wie wir sie als doppelphasischen Aktionsstrom am unverletzten Skelettmuskel kennen. BURDON-SANDERSON und PAGE (66) haben dann zuerst in eingehenderer Weise die zwei- und einphasischen Aktionsströme des schlagenden Frosch- und Schildkrötenherzens mit dem Kapillarelektrometer registrieren können, nachdem bereits 1876 MAREY einige weniger vollkommene Kapillarelektrometerkurven vom schlagenden Frosch- und Schildkrötenherzen mitgeteilt hatte. Uebrigens hat später WALLER (48) am geschädigten bezw. absterbenden Säugetierherzen ein- und zweiphasische Aktionsströme beschrieben, die ganz den Beobachtungen von BURDON-SANDERSON und PAGE entsprachen. Doch wurde gar bald durch die von WALLER selbst angegebene Methode der Ableitung vom unverletzten Herzen durch Vermittlung des Tierkörpers (rechte Hand linker Fuß, linke und rechte Hand) das oben schon angedeutete Resultat erhalten, daß der Stromverlauf bei den Säugetieren ein wesentlich komplizierteres Bild gibt, als das bis in die neueste Zeit für den Kaltblüter als richtig angenommene[1]).



Fig. 6. Aus EINTHOVEN, Weiteres über das Elektrokardiogramm. Pflügers Archiv, Bd. 122, 1908, p. 549.

Nach Vervollkommnung der Methodik hat dann später EINTHOVEN (84) den Aktionsstromverlauf mit dem Kapillarelektrometer so vollständig aufgezeichnet, daß die analysierten Kurven dieselben Einzelheiten erkennen lassen, wie man sie bei Registrierung mit dem neuen, von ihm erfundenen Saitengalvanometer (88) ohne weiteres sieht.

1) An der älteren WALLERschen Kapillarelektrometerkurve vom menschlichen Herzen ist ohne Analyse nur eine anfängliche Negativität der Spitze gegen die Basis und darauf eine stärkere Negativität der Basis gegen die Spitze zu erkennen.

Durch letzteres Instrument ist die Untersuchung wesentlich vereinfacht worden, so daß ja jetzt klinisch die Aufnahme des Elektrokardiogramms vielfach Verwendung finden kann. Vorstehende Fig. 6 zeigt ein „Musterelektrokardiogramm“ Einthovens, wie es bei Stromableitung von rechter Hand und linkem Fuß gewonnen wurde. 1 mm der Abszisse entspricht 0,01 Sekunde, 1 mm der Ordinate 10^{-4} Volt. Dabei bedeutet eine Hebung der Saite eine Negativität der Herzbasis gegenüber der Herzspitze. Einthoven (85) will den Ausdruck „Normalform“ vermeiden, da viele normale Personen Elektrokardiogramme geben, die nicht unbeträchtlich von beistehender schematischer Form abweichen. In der Figur entspricht die Erhebung *P* dem Auftreten des Erregungsvorganges im Vorhof, während die nach abwärts gehenden Zacken *Q* und *S* und die nach oben gehenden *R* und *T* auf die Erregung der Ventrikelmuskulatur zu beziehen sind. Man erkennt also, daß beim intakten Menschen, und dasselbe wurde bei verschiedenen Säugetieren in gleicher Weise nachgewiesen, die Aktionsstromkurve des Ventrikels keineswegs einen einfachen zweiphasischen Aktionsstrom darstellt, dadurch bedingt, daß zunächst die Herzbasis, dann die Herzspitze negativ wird.

Einthoven sucht die Kurve in folgender Weise zu erklären. Die Erregung geht nach Passieren der Vorkammern (Spitze *P*) durch das atrioventrikulare Verbindungsbündel und von den Endausbreitungen dieses Fasersystems an den verschiedenen Stellen auf die Kammerwand über, also beginnt der Erregungsvorgang nicht speziell an Herzbasis oder Herzspitze, sondern wird sich sogleich über einen großen Teil der Herzmuskulatur ausbreiten. Ueberwiegt zuerst der Erregungsvorgang nahe der Spitze, oder einer Stelle der linken Kammerwand, so entsteht eine nach abwärts gerichtete Zacke *Q*[1]). Geraten andere Teile der Kammer eher in Erregung, so fällt diese Spitze *Q* weg. Regelmäßig überwiegt dann bald der Erregungsvorgang näher der rechten Kammer oder der Herzbasis, was durch die sehr konstant auftretende Spitze *R* zum Ausdruck kommt. Bald wird aber dann der Erregungsvorgang in den der linken Kammer und der Spitze zunächst liegenden Teilen stärker, was sich durch die nach abwärts gerichtete Spitze *S* zu erkennen gibt. Ist dann der Erregungszustand in allen Teilen des Herzventrikels gleich stark, so ist die Kurve für eine Strecke horizontal. In der Regel wird aber die rechte Herzhälfte länger im Erregungszustand verharren, und es kommt dann eine letzte nach oben gerichtete Spitze *T* zustande. Diese Erklärung, die sich auf Beobachtung zahlreicher pathologischer Fälle, wie auch auf das Tierexperiment gründet, stimmt in der Hauptsache mit dem Deutungsversuch überein, den bereits ein Jahr zuvor Nicolai (176 u. 177) unternommen hatte.

Die Erregung der Vorhofsmuskulatur wird nach Nicolai den besonders bei Hunden deutlich diphasischen Aktionsstrom *a* (vgl. Fig. 7) bedingen; dann wird während der Leitung im Hisschen Bündel *h* keine irgendwie merkliche Potentialdifferenz bestehen. Die Erregung geht nun durch die Tawaraschen Fasen auf das Papillarsystem der Ventrikel über und schreitet hier von der Basis zur Spitze fort. Hierdurch wäre der zweite diphasische Aktionsstrom V_1 be-

1) Die Zacke *Q* wurde früher auch von Einthoven als zweite Phase des Erregungsvorganges der Vorhofsmuskulatur angesehen.

dingt. Während der Zeit T sind alle Fasern des Herzens nahezu gleich stark erregt und infolgedessen wird keine beträchtliche Potentialdifferenz nachweisbar sein. Endlich steigt die Erregung wieder zur Herzbasis auf (wie GOTCH, s. unten, zeigen konnte, zu den arteriellen Ostien) und dadurch würde die Erhebung V_2 bedingt sein.

Nach den Versuchen von KRAUS und NICOLAI ergibt Reizung des rechten Ventrikels am Hund bei Vagusstillstand einen Ausschlag

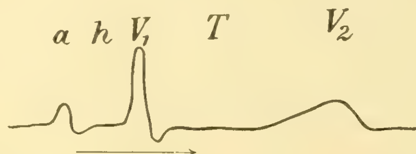


Fig. 7. Schema des Elektrokardiogramms (nach NIKOLAI, Physiolog. Abt. 1907, p. 681). *a* diphasische Vorhofsschwankung, *h* Leitung im HISschen Bündel, V_1 erste Ventrikelschwankung (Leitung von Basis zur Spitze), T allseitige Contraction (Wirkung des Treibwerks), V_2 zweite Ventrikelschwankung.

der Saite, der einer Negativität der Basis entsprechen würde, Reizung des linken Ventrikels näher der Spitze einen Ausschlag nach abwärts, entsprechend einer Negativität der Herzspitze. „Es laufen eben gleichzeitig mehrere Erregungen im Herzen ab, welche mechanisch synergistisch zusammenwirken, deren elektrisches Aequivalent sich aber teilweise aufhebt[1]). Betreffs weiterer Einzelheiten muß auf die Darlegung von NICOLAI und auf die Elektrokardiogrammstudien von SAMOJLOFF (204) verwiesen werden.

Bereits im embryonalen Leben sind, wie CREMER zeigte, die Aktionsströme beim menschlichen Herzen so kräftig, daß man bei Ableitung von Bauchwand und Mastdarm, neben dem langsameren mütterlichen Herzschlag die sich rascher folgenden Herzschläge der Frucht wahrnehmen kann. Beistehende Fig. 8 gibt einen derartigen Versuch von CREMER (75) wieder. Die obere Kurve zeigt Fünftel-

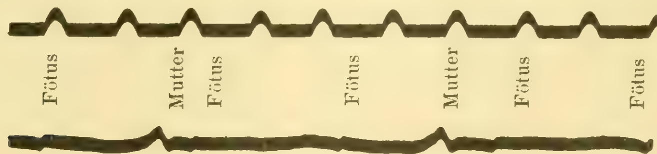


Fig. 8. Aus CREMER, Ueber die direkte Ableitung der Aktionsströme des menschlichen Herzens vom Oesophagus und über das Elektrokardiogramm des Foetus. Münch. med. Wochenschr. 1906, No. 17.

sekundenmarkierung, die untere die Ausschläge des Saitenbildes, und zwar entsprechen die kleinen Zacken dem Herzschlag des Fötus, die größeren und selteneren dem der Mutter. CREMER bemerkt, daß plötzlich das Fadenbild ausgiebige Bewegungen machte, die auf Kindesbewegungen zurückzuführen waren, „ich konnte bei bloßer Besichtigung des Fadenbildes den Versuchspersonen stets angeben, wenn ausgiebige größere Kindesbewegungen stattfanden".

Bei Untersuchung der Aktionsströme des Hundeherzens haben sich in der Hauptsache dieselben charakteristischen Zacken ergeben, wie sie beim Menschen beobachtet wurden (EINTHOVEN, NICOLAI,

1) Diese Erregungsleitung im Papillarsystem ist aber, wie NICOLAI hervorhebt (S. 683), anatomisch noch nicht sichergestellt.

Hering). Auch hier hat die Atmung und die Art der Ableitung auf die Form des Elektrokardiogramms einen großen Einfluß. Durch Vagusreizung konnten beispielsweise in den Versuchen von Einthoven und Hering (136) die für den Ventrikel charakteristischen Zacken wegfallen bei Bestehenbleiben der Vorhofskontraktionen. Auch erwähnt Hering, daß es gelingt, bei dyspnoischer und bei elektrischer Vagusreizung eine im Elektrokardiogramm sichtbare Wirkung auf die Kammern (Abschwächung des Aktionsstromes) zu erhalten.

Die oben dargelegte Differenz zwischen den bekannten ein- und zweiphasischen Aktionsströmen am Froschherzen und dem komplizierten Stromverlauf beim Warmblüter führte Samojloff (205) 1906 und unabhängig Gotch (118) 1907 dazu, am ganz unverletzten Froschherzen die Aktionsströme zu verzeichnen. Samojloff konnte auf Grund seiner Kapillarelektrometeraufnahmen schon den Satz aussprechen: „Ich habe oft Gelegenheit gehabt, zu beobachten, daß, wenn man das Herz schonend entblößt und vorsichtig die ableitenden Fäden an die Herzoberfläche anlegt, man keine starken Ausschläge bekommt. Die ganze Form der Kurve erinnert dann an das menschliche Elektrokardiogramm in der von Einthoven gegebenen Form.“ Gotch konnte den Nachweis führen, daß beim Froschventrikel bei Fernhaltung jeder Schädlichkeit die Erregung anfangs an der Basis prävaliert (vgl. beistehende Fig. 9, Spitze *b*), dann sich die Negativität der Spitze merklich macht (Senkung nach *c*) und dann gegen Schluß wiederum die Negativität an der Basis überwiegt. Man erhält so in der Tat Kurven (vgl. beistehende Fig. 9, Kurve 2 u. 3), die recht gut mit dem menschlichen Elektrokardiogramm in Uebereinstimmung gebracht werden können. Das erste der beistehenden Kapillarelektrometerphotogramme von Gotch ist vom ausgeschnittenen Froschherzen gewonnen. Hier zeigt sich der typische zweiphasische Aktionsstrom, wie er ja schon so lange als die Normalform des Froschelektrokardiogramms galt. In Kurve 2 sind die Elektroden dem unverletzten Herzen angelegt, und hier zeigt sich nun die scheinbare Umkehr der zweiten Phase, auf die ja bereits hingewiesen wurde. In Kurve 3 ist die Basiselektrode der Aortenwurzel genähert und durch Aortenverschluß der Druck des Blutes vergrößert worden. Es tritt hier die Negativität

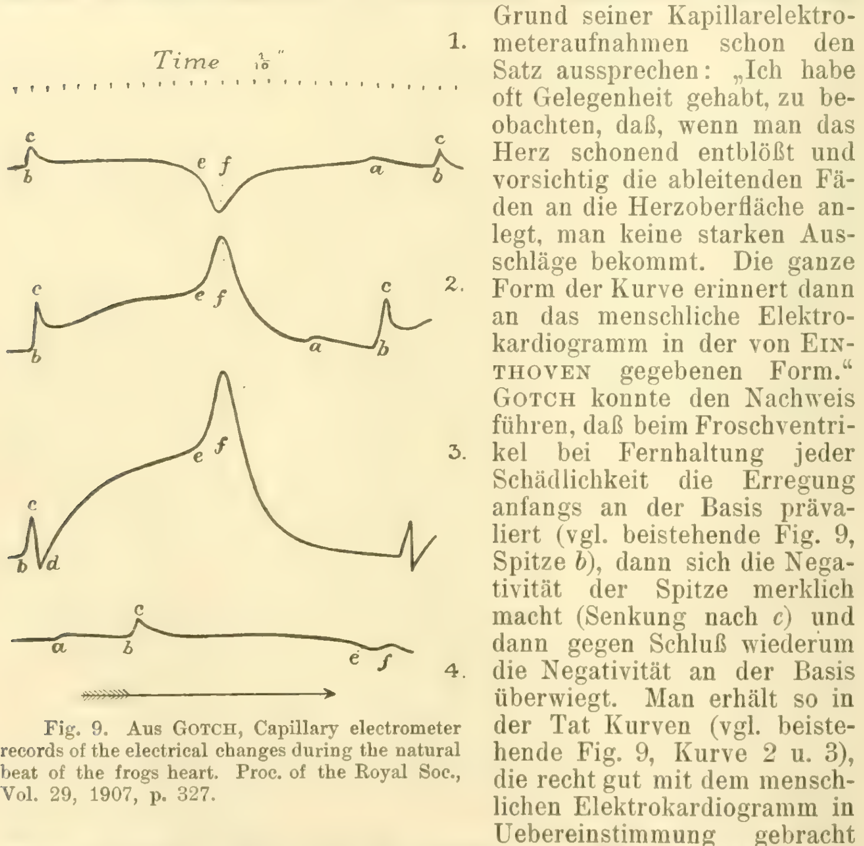


Fig. 9. Aus Gotch, Capillary electrometer records of the electrical changes during the natural beat of the frogs heart. Proc. of the Royal Soc., Vol. 29, 1907, p. 327.

der Spitze *c d* deutlicher hervor, besonders aber ist die zweite Negativität an der Basis viel deutlicher ausgeprägt. Gotch vermutet, daß entsprechend der Entwicklung des Herzens die Erregung von der Atrioventrikulargrenze nach der Herzspitze geleitet wird, um von da gegen die Aorta wieder aufzusteigen. Hierfür spricht Kurve 4, bei der beide Elektroden an der Herzbasis lagen, die eine links, entfernt von der Aorta, die andere dagegen an der Aortenwurzel. Man erhält in der Tat zweimal eine Negativität der Basis bei *b c* und *e f* in einem zeitlichen Abstand, der mit den entsprechenden Zacken der obigen Kurven übereinstimmen würde.

In einer soeben erschienenen Arbeit weist Gotch (119) nach, daß bei dem Schildkrötenherzen ganz ebenso, wie beim Herzen eines Kaninchens die Erregung schließlich wieder gegen die Aortenwurzel aufsteigt. Er kommt also auch hier zu ähnlichen Vorstellungen über die Erregungsleitung, wie sie Nicolai (s. oben p. 123) entwickelt hatte.

Der Vollständigkeit halber sei noch erwähnt, daß Buchanan (60) auch an intakten Vögeln Elektrokardiogramme aufgenommen hat, doch wären die erhaltenen Kapillarelektrometerkurven so klein, daß feinere Einzelheiten auf ihnen noch nicht erkannt werden konnten. Die Verf. betont selbst, daß es wünschenswert wäre, die Versuche mit dem Saitengalvanometer zu wiederholen. Analoge Versuche am intakten Frosch, Eidechse und Schlange ergaben ihr negative Resultate, dagegen konnte sie beim Hühnchenembryo vom 8. bis 12. Tage bereits deutliche Wirkung beobachten.

Zum Schluß sei noch kurz auf die von Gaskell (117) beobachtete positive Schwankung des Demarkationsstromes, die er am Schildkrötenherzen beobachtete, hingewiesen. Gaskell leitete bei stillstehendem Herzen von der Basis und der verletzten Spitze der rechten Vorkammer den Strom zum Galvanometer ab. Wurde der Vagus gereizt, so wurde eine Zunahme dieses Stromes beobachtet. Einthoven betont, daß eine Wiederholung des Versuches dringend notwendig sei, um so mehr, als Gotch (120) den Versuch Gaskells am Kapillarelektrometer nicht bestätigen konnte.

2. Glatter Muskel.

Unsere Kenntnisse der elektrischen Erscheinungen der glatten Muskeln sind noch außerordentlich lückenhaft, sowohl in bezug auf die Demarkations- als auch auf die Aktionsströme. An glatten Muskeln der Wirbeltiere sind, abgesehen von gelegentlichen Angaben Du Bois-Reymonds (Taubenmagen), die ersten eingehenderen Untersuchungen von Engelmann (92) 1877 gemacht worden. Er stellte bei der Muskulatur des Froschmagens fest, daß auch hier ein Demarkationsstrom vorhanden ist, allerdings von sehr geringer elektromotorischer Kraft, im Vergleich zu den mächtigen Demarkationsströmen der quergestreiften Muskulatur. Schon in dieser Untersuchung wird ein sehr wichtiger Punkt hervorgehoben. Untersucht man den Magen unmittelbar nach der Tötung des Tieres, so sind zwischen Längs- und Querschnitt nur äußerst geringe elektromotorische Kräfte vorhanden. Dagegen erhält man, wenn der Versuch mehrere (4—5) Stunden nach Zerstörung der Nervenzentren vorgenommen wird, einen Demarkationsstrom von im Maximum 0,0093, im Minimum 0,0039 D. Diese Er-

scheinung wäre darauf zurückzuführen, daß unmittelbar bei der Tötung ein krampfartiger Zustand in der Magenmuskulatur bestände und dieser, wie der Erregungsvorgang im quergestreiften Muskel, würde die Potentialdifferenz zwischen Längs- und Querschnitt vermindern. Zweitens tritt auch am glatten Muskel eine außerordentlich rasche Abnahme des ursprünglichen Demarkationsstromes auf. So fand Engelmann (92) folgende Veränderungen des Demarkationsstromes am Froschmagen:

in 10 Vers.	nach 5 Min.	im Mittel eine Verringerung auf 42,8 %	der ursprüngl. elektromotorischen Kraft
„ 5 „	„ 10 „	„ „ „ „ „ 16,4 „	
	„ 15 „	„ „ „ „ „ 0,9 „	

Diese rasche Abnahme des Demarkationsstromes wäre nach Engelmann ebenso wie beim Herzmuskel darauf zurückzuführen, daß jede Zelle, die durch den Schnitt verletzt wäre, für sich allein abstirbt, dann aber der Prozeß an der Zellgrenze Halt macht. Da die Dimensionen der meisten glatten Muskeln verhältnismäßig gering sind, ist es leicht zu verstehen, daß der Demarkationsstrom sehr schnell an Stärke abnimmt.

Diese beiden genannten Erscheinungen, der Tonus der glatten Muskeln und die rasche Begrenzung des Demarkationsprozesses am Ende einer jeden Zelle dürften wohl auch die Ursache dafür sein, daß neuerdings Tschachotin (216) bei verschiedenen glatten Muskeln der Wirbeltiere (Magen von *Rana*, Darmmuskulatur und Retractor penis des Hundes) keinen Demarkationsstrom erhielt. Jedenfalls fordern diese den Engelmannschen widersprechenden Befunde dringend zu einer Nachprüfung der Frage auf. Von anderer Seite sind ja auch an glatten Muskeln Wirbelloser Demarkationsströme festgestellt worden. So hat Biedermann (29) an dem Schließmuskel von *Anodonta* Demarkationsströme beobachtet und damit eine ältere Angabe Ficks (96) bestätigt. Der letztere sah bereits, daß der Längsschnitt sich dem Querschnitt gegenüber positiv verhielt, aber der resultierende Strom war kleiner als der Demarkationsstrom des quergestreiften Froschmuskels. Ehe auf die weiteren Befunde Biedermanns eingegangen werden kann, sei hier noch hervorgehoben, daß es sich bei dem hinteren Schließmuskel nach den neuesten Untersuchungen Marceaus (165) um wahre glatte Muskeln handelt, die allerdings eine verschiedene Struktur besitzen. Der eine Teil, der früher für ein sehniges Band gehalten wurde, besitzt weiße, kurze Faserbündel. Dieser Teil fand bei Biedermann keine Verwendung. Er benutzte vielmehr die gelblich gefärbte Hauptmasse des Muskels, die nach der Darstellung von Marceau Fasern mit spiralig gewundenen Fibrillen enthalten würde, die man früher als doppelt-quergestreifte bezeichnet hatte, die aber in Wirklichkeit glatte Muskelzellen darstellen. Biedermann fand namentlich nach thermischem Querschnitt einen Demarkationsstrom, der in vielen Fällen sogar nicht unbeträchtlich größer war, als der eines Froschsartorius. Allerdings hängt der Demarkationsstrom in Uebereinstimmung mit den Angaben Engelmanns am Froschmagen auch hier in hohem Maße von dem jeweilig vorhandenen Tonus ab. Und so erklärt Biedermann die geringen Wirkungen, die Fick von den Muskeln erhielt, dadurch, daß der letztgenannte Forscher den Muskel nach Lösung von seinen Ansatzstellen an den Schalen, also jedenfalls im stark kontrahierten Zustande, untersuchte. Auch an

dem Muschelmuskel konnte die Tatsache erhärtet werden, daß der Demarkationsstrom außerordentlich rasch abnimmt, um sofort nach neuer Verletzung wieder anzusteigen. Im Gegensatz zu TSCHACHOTIN hat 1908 FUCHS (103) an drei verschiedenen Präparaten, an den Retraktoren von *Sipunculus nudus* und den Hautmuskeln des gleichen Tieres, sowie an dem glatten Schließmuskel von *Pecten* einen Demarkationsstrom nachgewiesen. Er schreibt: „Alle Präparate zeigten bei ihrer Ableitung zum THOMSONschen Spiegelgalvanometer einen deutlichen, wenn auch schwachen Strom, der wesentlich verstärkt wurde, wenn die eine Stelle des Präparates mit Kreosot verätzt oder durch Berühren mit einem heißen Glasstab verbrannt wurde.“ Also kommt auch er, im Gegensatz zu TSCHACHOTIN, zu dem Ergebnis, daß die glatten Muskeln bei Wirbellosen einen Alterationsstrom entwickeln. Endlich sei noch auf die Beobachtung REIDS (195) hingewiesen, der an der Katzeniris nach Kauterisieren einer Stelle ebenfalls einen Demarkationsstrom sah.

Nach den von ENGELMANN oben mitgeteilten Ueberlegungen über das rasche Schwinden des Demarkationsstromes erscheint es von vornherein sehr gut möglich, daß sich der Aktionsstrom der Beobachtung zu entziehen vermag. Man muß sich vorstellen, daß jede Zelle als isoliertes Individuum stromerzeugend wirkt, aber nur dann, wenn der Erregungsvorgang an einem Ende kräftiger ist, als an dem anderen, und damit z. B. die Menge der die Zellmembran passierenden Ionen an beiden Enden der Zelle wesentlich differiert. Da bei den meist kleinen Dimensionen der Erregungsvorgang sich voraussichtlich bald der ganzen Zelle mitteilt, trotz der langsamen Erregungsleitung im Muskelschlauch, so wäre es gar nicht zu verwundern, wenn der nach außen ableitbare Strom sämtlicher Fasern nur sehr gering ausfiele. Immerhin haben die verschiedenen Forscher, die einen Demarkationsstrom an den glatten Muskeln beobachteten, auch Aktionsströme mehr oder weniger deutlich nachweisen können. So ist der am Muschelmuskel von BIEDERMANN gesehene anodische positive Nachstrom als der elektrische Ausdruck der Oeffnungserregung zu bezeichnen. Auch der an Sartorien nur andeutungsweise gesehene, beim Muschelmuskel aber sehr deutliche positiv-kathodische Nachstrom, wie er besonders nach Abtöten des anodischen Endes des Muskels beobachtet wird, kann als Nachwirkung der Schließungserregung gelten. Interessant ist übrigens die hier von BIEDERMANN gelegentlich gemachte Beobachtung, daß man am Schneckenherzen durch thermische oder mechanische Reizung bei Ableitung vom gereizten und einem intakten Punkte des Herzens einen Strom beobachtet, der im äußeren Kreis von der gereizten zur ungereizten Stelle fließt (Erschlaffungsreiz).

An den schon oben genannten Retraktormuskeln von *Sipunculus nudus* hat FUCHS (103) unlängst bei elektrischer Reizung des freien Bauchstranges eine deutliche negative Schwankung des abgeleiteten Muskelstromes feststellen können. Auch doppelphasische Aktionsströme wurden von ihm beobachtet. Da die Latenzzeit für die elektrischen Vorgänge nur 0,02, für die mechanischen 0,04 Sekunden betragen, so ist die Fehlerquelle der Elektrodenverschiebung bei den genannten Beobachtungen wohl ausgeschlossen. Von den glatten Muskeln der Warmblüter liegen nur die Beobachtungen REIDS (194) über die negativen und positiven Schwankungen des Demarkations-

stromes an der Katzeniris vor. Sympathicusreizung sollte bei konzentrischer Anordnung der beiden Elektroden eine positive, bei radialer Anordnung eine negative Schwankung des Demarkationsstromes liefern. Oculomotoriusreizung führte den umgekehrten Effekt herbei.

Auch für den letzteren Fall erscheinen neue Untersuchungen, die den zeitlichen Verlauf der Aktionsströme der Iris wiedergeben könnten, sehr erwünscht[1]).

Endlich ist es nun doch gelungen, mit Sicherheit an einem glatten Säugetiermuskel sowohl einen Demarkationsstrom, wie auch Aktionsströme nachzuweisen. v. Brücke (52) fand am freipräparierten präputialen Ende des Musculus retractor penis des Hundes einen Demarkationsstrom von 0,001—0,003 D, außerdem aber zeigte der Muskel namentlich bei einer Abkühlung auf ca. 19°, wo er einen starken Tonus besitzt, vom Damm gegen das Praeputium verlaufend Wellen von Aktionsströmen, die sich in langsamen Intervallen (z. B. 7 in einer Minute) folgen. Wird von zwei unverletzten Stellen abgeleitet, so erhält man zweiphasische Aktionsströme. Die Dauer der ersten Phase bis zu ihrer Kupierung durch die zweite Phase dauert, natürlich je nach der Ableitungsstrecke etwas verschieden, etwa 2 Sekunden. Die äußersten zeitlichen Grenzwerte liegen zwischen 4 und 0,5 Sekunden. Man kann also mit v. Brücke sagen, daß in diesem glatten Muskel der Aktionsstromverlauf etwa 1000mal langsamer ist, als im quergestreiften Skelettmuskel. In Uebereinstimmung damit steht auch die von v. Brücke, wenigstens der Größenordnung nach auf Grund des Abstandes der Gipfelpunkte beider Phasen bestimmte Leitungsgeschwindigkeit. Im Minimum betrug sie 0,9, im Maximum 7 mm in der Sekunde; v. Brücke betont, daß die glatten Muskeln von *Sipunculus nudus* sehr wesentlich rascher reagierten, hatte doch hier Fuchs eine ca. 100mal so große Leitungsgeschwindigkeit feststellen können, als sie v. Brücke am Musculus retractor penis des Hundes beobachtete.

Auch die elektromotorische Kraft des Aktionsstromes ist selbst gegenüber den Aktionsströmen am markhaltigen Nerven recht gering und beträgt nur $^1/_{1000}$—$^2/_{1000}$ D. In Uebereinstimmung mit den älteren Beobachtungen Engelmanns über das rasche Verschwinden des Demarkationsstromes bei verschiedenen glatten Muskeln steht die Angabe v. Brückes, daß nach einer Verletzung der zweiphasische Aktionsstrom rasch wieder in einen einphasischen übergeht. In beistehender Fig. 10 habe ich mit freundlicher Erlaubnis von Herrn Dr. v. Brücke eine Reihe doppelphasischer Aktionsströme, wie sie in dem äußerlich gleichmäßig tonisch kontrahierten glatten Muskel verlaufen, wiedergegeben. Die Senkung des Saitenbildes gegen die Kurvenlinie des Sekunden schreibenden Jacquetschen Chronographen (in Fig. 10 wurden nur je 10″ durch einen Strich markiert) entspricht einer Negativität der dammwärts gelegenen Elektrode, von der ja die Erregung nach dem präputialen Ende hin fortschreitet. Ist keine tonische Erregung im Muskel vorhanden, so läßt sich durch Abkühlung oder Dehnung oder auch Nervenreizung eine Reihe solcher

1) Wie ich soeben aus einer neueren Arbeit von Herrn Dr. v. Brücke ersehe — Herr Dr. v. Brücke hatte die Güte, mir das Manuskript mitzuteilen — konnte er in 7, in Gemeinschaft mit Dr. Orbeli unternommenen Versuchen Reids Resultate nicht bestätigen.

rhythmischer Erregungen auslösen, während man umgekehrt durch eine leichte Temperaturerhöhung, etwa von 19 auf 22°, den Tonus und zugleich die Wellen des Aktionsstromes zum Verschwinden bringen kann.

Wird die Kontraktion des Muskels zugleich mechanisch verzeichnet, so zeigt die registrierte mechanische Kurve keine Längenänderung an, solange regelmäßige periodische Aktionsströme den Muskel durchlaufen. Zeigen sich in der Saitenkurve aber, wie häufig, Unregelmäßigkeiten, so macht sich dies durch eine Längenänderung des Muskels ebenfalls kenntlich. Jedenfalls ist durch diese interessante Untersuchung v. Brückes erwiesen, daß auch der glatte Säugetiermuskel Aktionsströme hervorzubringen vermag und der Tonus des von ihm benutzten Retraktormuskels auf Grund der Diskontinuität des elektrischen Vorganges einer tetanischen Verkürzung entspricht.

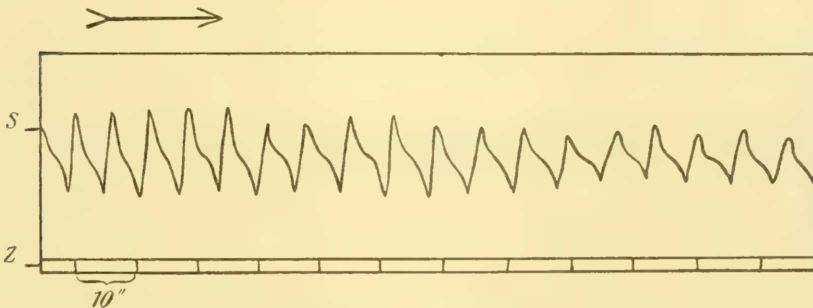


Fig. 10. Reihe von zweiphasischen Aktionsströmen, abgeleitet von dem tonisch kontrahierten Musculus retractor penis des Hundes. Die erste Phase entspricht einer Bewegung des Saitenbildes *S* nach abwärts gegen die Linie *Z*, auf der durch Striche hier nur Abstände von je 10" eingetragen sind. Durchzeichnung einer von Herrn Dr. v. Brücke gemachten Aufnahme, auf $^2/_3$ reduziert.

Derselbe Forscher hat in Gemeinschaft mit Orbeli (181) auch am Ureter des Hundes zweiphasische Aktionsströme nachweisen können. Das Bild des Stromverlaufes ist aber hier noch dadurch kompliziert, daß, kurz bevor die erregte Stelle gegen einen ruhenden Teil negativ wird, eine geringe Positivität der Stelle auftritt (positive Vorschwankung); meistens wird auch nach Ablauf des eigentlichen Erregungsvorganges wieder eine Positivität der betreffenden Stelle bemerklich (positive Nachschwankung). Der Stromverlauf wird am besten aus nachstehender Fig. 11 ersichtlich, die ich der Freundlichkeit Orbelis und v. Brückes verdanke. Kurve a Fig. 11 zeigt zwei vollständige Ureterelektrogramme. Die erste Phase ist gegen die Kurve der Sekundenmarkierung (am Fuß der Figur) gerichtet. Es scheint ihr auch hier nicht nur eine positive Vorschwankung vorauszugehen, sondern auch eine solche zu folgen. Kurve b zeigt sehr schön zunächst eine vollständige Ureterwelle, dann folgt eine Halbwelle, d. h. es ist, wie es sich am Ureter häufig beobachten läßt, die Erregung zwischen den Elektroden erloschen, so daß nur positive Vorschwankung und erste Phase des Aktionsstromes registriert werden konnten. Die nächste Senkung der Saite entspricht einer Eichung mit 0,002 D und schließlich konnte noch eine vollständige Schwankung verzeichnet werden,

an die eine Eichung mit 0,004 Daniell angeschlossen wurde. Die Verff. machen die Angabe, daß die elektromotorische Kraft einer Phase des zweiphasischen Aktionsstromes 0,0005—0,002 D beträgt. Für den Längsquerschnittsstrom fanden sie nach mechanischer Quetschung 1,5, 3,0 und 2,7 Tausendstel D. Als Anstiegszeit einer Phase wird vorläufig $^1/_5$—$^2/_5$ Sekunden angegeben. Wie auch schon die älteren mechanischen Beobachtungen ergeben hatten, ist der Ureter außerordentlich empfindlich gegen Abkühlung, und man kann dann beobachten, wie plötzlich statt des zweiphasischen ein einphasischer Aktionsstrom auftritt[1]) (vgl. Kurve b, Fig. 11).

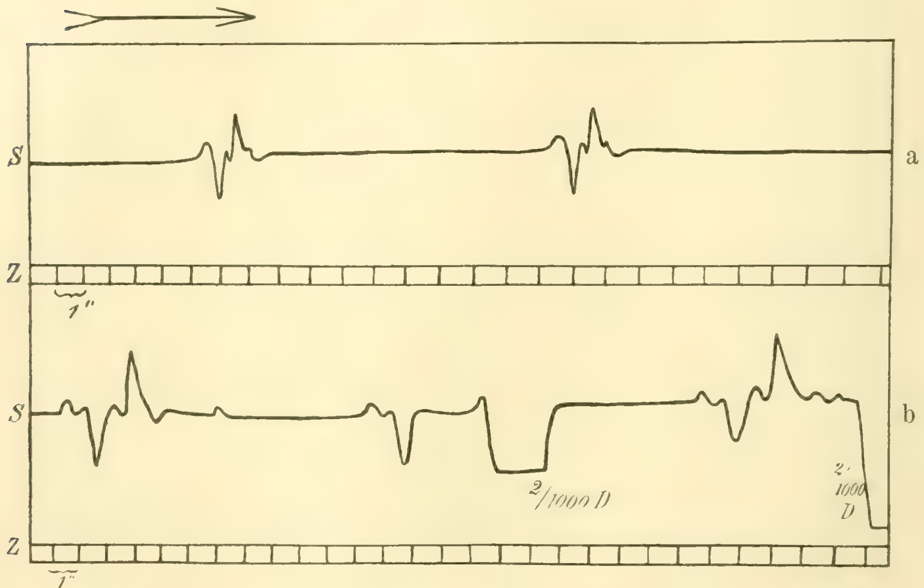


Fig. 11. Aktionsströme am Ureter des Kaninchens nach v. BRÜCKE und ORBELI. Kurve a zeigt 2 vollständige Ureterelektrogramme, Kurve b zeigt ein vollständiges Elektrogramm, darauf eine Halbwelle, hierauf Eichung mit $^2/_{1000}$ D und dann noch ein vollständiges Elektrogramm. Sekundenmarkierung am Fuß der Kurven.

3. Nerven.

Demarkationsstrom markhaltiger und markloser Nerven.

Seit der Entdeckung DU BOIS-REYMONDS 1843 (36), daß am Nerven wie beim Muskel zwischen Oberfläche und Querschnitt ein Demarkationsstrom besteht, ist dessen Verhalten von zahlreichen Forschern zunächst an markhaltigen Froschnerven, dann auch an anderen markhaltigen und endlich zahlreichen marklosen Nerven der

---

1) Im Anschluß an die elektrischen Erscheinungen an der Muskulatur sei hier die Beobachtung CREMERS (76) erwähnt, daß an intakten kleinen Medusen (*Limnocodium*) Aktionsströme isochron zu den Bewegungen des Tieres auftraten, die daher wahrscheinlich auf die einfache Lage von Muskelfasern in der Umbrella zurückzuführen waren. Trotz der Nebenschließung durch Wasser waren die elektromotorischen Kräfte recht beträchtlich. Leider konnte das Elektrogramm nicht eingehender verfolgt werden, da die Medusen nicht wieder zu erhalten waren.

verschiedenen Tierarten untersucht worden. Du Bois-Reymond selbst (37) gibt für die elektromotorische Kraft des Froschischiadicus bei Ableitung von einem Querschnitt, der oberhalb der Abgangsstelle der Oberschenkeläste gelegen ist, als Durchschnittswert 0,022 D an, am dünneren unteren Abschnitt beträgt sie 0,018 D. Es würde also die elektromotorische Kraft des Nerven nicht ganz viermal kleiner sein, als die größte an senkrecht durchschnittenen Muskeln vorkommende Kraft. Betreffs älterer derartiger origineller, aber nicht einwandsfreier Versuche, die elektromotorische Kraft von Nerv und Muskel zu vergleichen, von Matteucci und Cima sei auf die genannte Abhandlung von Du Bois-Reymond verwiesen.

Für die Vergleichung der elektromotorischen Kräfte verschiedenartiger Nerven ist die Feststellung Engelmanns (92) von großer Wichtigkeit, daß die elektromotorische Kraft eines künstlichen Querschnittes sehr rasch abnimmt und in 1—2 Stunden nur noch 60 bis 25 Proz. des Anfangswertes besitzt. Durch einen neuen Querschnitt ist aber ohne weiteres wieder der volle Strom zu erhalten.

Ferner erscheint es bemerkenswert, daß nach längerem Liegen der ausgeschnittenen Nerven nach Anlegung eines frischen Querschnittes sehr hohe elektromotorische Kräfte des Demarkationsstromes zu messen sind. So fand Engelmann bei Nerven, die 24 Stunden gelegen hatten, für den Demarkationsstrom Werte von 0,035 D, in zwei Fällen sogar 0,040 D. Diese Größenzunahme des Demarkationsstromes bei längerer Aufbewahrung des Froschnerven beruht wohl darauf, daß die durch die Präparation gesetzten Schädigungen (partielle Demarkationsströme bezw. alle länger anhaltenden Erregungsvorgänge) schließlich verschwinden. Derartige Nerven eignen sich auch, wie Gotch und Burch (121) betonen, besser als frisch präparierte zur Untersuchung der Aktionsströme. Ist doch in den „kepte nerves“ die Leitungsgeschwindigkeit nach den Versuchen von Gotch und Burch und den besonders zur Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit unternommenen Versuchen Rietschels (197) wesentlich geringer als in den frisch präparierten Nerven des gleichen Tieres.

Du Bois-Reymond (37) hatte bereits die elektromotorische Kraft der Nerven der Kaltblüter mit der von Nerven warmblütiger Tiere verglichen. Der höchste Wert, den er am Nervus ischiadicus des Kaninchens beobachten konnte (0,026 D), überstieg nicht sehr den höchsten am oberen Abschnitt des Ischiadicus vom Frosch beobachteten Wert, und er spricht daraufhin bereits den Satz aus, „daß eine größere elektromotorische Kraft der warmblütigen Gewebe unmittelbar nicht nachzuweisen ist“. Eingehendere Messungen an verschiedenen markhaltigen Warmblüternerven wurden später von Fredericq (98) vorgenommen. Die in der Regel am Ischiadicus erhaltenen Durchschnittswerte der elektromotorischen Kraft des Demarkationsstromes betrugen:

Katze	0,018 D	Kaninchen	0,020 D
	0,017 „		0,022 „
Hund	0,018 „	Kaninchen	0,015 „
	0,024 „		0,023 „
Hund	0,021 „	Kaninchen	0,024 „
	0,020 „		0,025 „
Kaninchen	0,025 „	Ente	0,024 „
	0,021 „		0,0268 „
Kaninchen	0,028 „		

Auffallend niedrig war der Demarkationsstrom am Ischiadicus des Pferdes, 0,004—0,007 D. Dabei gab derselbe aber, was gleich hier erwähnt sei, sehr deutliche negative Schwankungen. Neuerdings hat Macdonald (163) am Vagus von Katze und Hund und am Ischiadicus des Hundes Messungen des Demarkationsstromes vorgenommen bei systematischer Verlagerung der Längsschnittelektrode. Die höchste elektromotorische Kraft am Nervus vagus der Katze betrug 0,01696 D, bei dem Vagus des Hundes war die elektromotorische Kraft in der Regel viel geringer, etwa zwischen 0,004 und 0,006 Volt. Dagegen erhält man vom Ischiadicus des Hundes in Uebereinstimmung mit den oben angeführten Werten Fredericqs viel höhere Werte, z. B. bis zu 0,018 Volt.

Von Angaben über die elektromotorische Kraft markhaltiger Nerven niederer Wirbeltiere sei noch die Messung Kühnes und Steiners (158) am markhaltigen Nervus trigeminus und opticus des Hechtes erwähnt, an denen sie eine elektromotorische Kraft von nur 0,002 D bezw. 0,01 D beobachteten. Jedenfalls ist aber ein so niedriger Wert keineswegs für alle markhaltigen Fischnerven die Regel. So hat Fuchs (101) an den elektrischen Nerven von Torpedo folgende Werte mitgeteilt:

I	Nerv	rechts	elektromotorische	Kraft	0,0072 D
II	,,	,,	,,	,,	0,0327 ,,
III	,,	,,	,,	,,	0,0387 ,,
IV	,,	,,	,,	,,	0,0282 ,,
II	,,	links	,,	,,	0,0227 ,,



Fig. 12a.



Fig. 12b.

Fig. 12a. Querschnitt durch einen markhaltigen Nerven des Hechtes (nach Bethes Fibrillenfärbung) und durch den Riechnerven, Fig. 12b, nach Fixierung im Van Gehuchtenschen Gemisch. Erythrosinfärbung. Gleich starke Vergrößerung bei beiden Abbildungen, schwach schematisiert. (Aus Garten, Beiträge zur Physiologie der marklosen Nerven, Jena, G. Fischer, 1903, Fig. 109 u. 110.)

Auffallend groß sind die elektromotorischen Kräfte am marklosen Nerven. Man hat das damit in Zusammenhang gebracht (Kühne und Steiner), daß die als elektromotorisch wirksam geltende Substanz

des Achsenzylinders einen wesentlich größeren Teil im Querschnittsbild des Nerven ausmacht, im Vergleich zum markhaltigen Nerven, bei dem durch die Hüllen eine verhältnismäßig gute Nebenschließung für den Demarkationsstrom, wie auch für die Aktionsströme gegeben ist. Es wird dieser anatomische Unterschied durch beistehende Fig. 12 veranschaulicht, in der bei gleich starker Vergrößerung ein Querschnitt durch den für elektrische Erscheinungen viel benutzten marklosen Riechnerven des Hechtes und durch einen markhaltigen Nerven des Hechtes wiedergegeben ist. Man erkennt ohne weiteres, daß, abgesehen von den Lymphräumen zwischen den größeren Bündeln, der Olfactorius fast nur aus Achsenzylindersubstanz besteht.

In der Tat hat man nun an verschiedenen marklosen Nerven sehr hohe elektromotorische Kräfte des Demarkationsstromes beobachtet. So gibt Fredericq (98) für den marklosen Hummernerven eine elektromotorische Kraft des Demarkationsstromes von 0,048—0,042 D an. Er wäre also nur wenig schwächer als der Demarkationsstrom im Muskel des Frosches. Auch Kühne und Steiner finden (158), daß die elektromotorische Kraft des zu vielen Untersuchungen benutzten Nervus olfactorius des Hechtes etwa 3mal so hoch ist, als die von ihnen beobachtete elektromotorische Kraft am markhaltigen Froschnerven. Die absoluten Werte der genannten Forscher (0,0215—0,0105 D) scheinen mir etwas niedrig zu sein. Ich selbst erhielt bei einer diesbezüglichen Messung folgende höhere Werte: 0,032 D, 0,016 D und 0,029 D.

Boruttau (45 u. 46) berichtet, daß auch der N. olfactorius des Seeaales (*Muraena Conger*) einen außerordentlich beträchtlichen Demarkationsstrom besitzt. Merkwürdigerweise gelang es ihm aber nicht, an diesem Objekt bei Reizung eine negative Schwankung zu erhalten.

Von marklosen Nerven Wirbelloser wurden von Biedermann (30) die Verbindungsnerven zwischen Visceral- und Cerebralganglion von *Anodonta* untersucht. Dieselben entwickeln, am besten nach einer thermischen Abtötung, einen so starken Strom, daß das Galvanometer einen Ausschlag von 600—700 Skalenteilen anzeigt, während unter gleichen Bedingungen der Froschnerv nur 70 Skalenteile Ausschlag gibt. Da bei der außerordentlichen Zartheit der marklosen Nerven von *Anodonta* schwerlich der Widerstand geringer ist als im Froschnerven (Biedermann hat keine speziellen Messungen absoluter Werte vorgenommen), so dürfte der größere Galvanometerausschlag auf die wesentlich höhere elektromotorische Kraft zu beziehen sein. Charakteristisch für die genannten marklosen Nerven, Nervus olfactorius und Verbindungsnerv von *Anodonta*, ist die außerordentlich rasche Abnahme des Demarkationsstromes. So konnte ich an ersterem gelegentlich nach 9 Minuten bereits eine Herabsetzung des Demarkationsstromes auf die Hälfte des ursprünglichen Wertes beobachten. Auf den damit in Verbindung stehenden Uebergang des einphasischen in den zweiphasischen Aktionsstrom wird weiter unten noch eingegangen werden. An den marklosen Nerven von *Eledone moschata* hat Uexküll (217) einen Demarkationsstrom gefunden, der entschieden kleiner war als der am Froschnerven mit dem Kapillarelektrometer beobachtete.

An marklosen Nerven der Warmblüter hat Alcock (2) ebenfalls eine wesentlich höhere elektromotorische Kraft des Demarkationsstromes erzielt als bei markhaltigen Nerven des gleichen Tieres.

Er benutzt den Nervus splenicus des Pferdes, von dem man 6—8 cm

lange Stücke gewinnen kann und der in 1,05-proz. Kochsalzlösung mehrere Stunden erregbar bleibt. Als Differenzen der Maxima der elektromotorischen Kraft am Nervus splenicus und Nervus medianus führt Alcock die Werte 15,5 bezw. 5,3 Millivolt an. Als Mittelwerte ergaben sich ihm 5,81 bezw. 3,86 Millivolt.

Als eine Folge der Demarkationsströme können die sogenannten Axialströme eines Nerven gelten, über deren Ursache erst in letzter Zeit Klarheit geschaffen wurde. Verbindet man die beiden Querschnitte eines Nervenstückes durch einen leitenden Bogen, so beobachtet man, wie zuerst Du Bois-Reymond (37) erwähnt, in der Regel zwischen beiden Querschnitten eine Potentialdifferenz, so daß also im Nerven selbst ein Strom aufsteigend oder absteigend verläuft, den man als Axialstrom bezeichnet. Die Richtung und Stärke desselben wird von dem Unterschied der Demarkationsströme, wie man sie beispielsweise zwischen dem Aequator des Nerven und den beiden Querschnitten beobachtet, abhängig sein, und zwar wird der Axialstrom an dem Querschnitt, dessen Demarkationsstrom größer ist, in den Nerven eintreten. Es geht dies aus einer Tabelle von Mendelssohn (171), der den Axialstrom bei sehr verschiedenen Tierarten gemessen hat, ohne weiteres hervor. Ob sich daraus, wie es Mendelssohn will, ein bestimmtes Gesetz ableiten läßt, der Axialstrom immer der Richtung der physiologischen Erregungsleitung entgegengesetzt läuft, erscheint auch schon im Hinblick auf die im folgenden zu erwähnenden Befunde von Weiss (228) zweifelhaft. Auch dürften gemischte Nerven bei einer derartigen Untersuchung zum Vergleich kaum herangezogen werden können.

Elektromotorische Kraft / Tierart	zwischen Aequator und zentralem Stumpf	zwischen Aequator und peripherem Stumpf	Axialstrom
Grenouille, racine antérieure	0,0086	0,0092	0,0006 ↑ [1]
„ „ postérieure	0,0109	0,0093	0,0075 ↓
„ nerf sciatique	0,0120	0,0117	0,0003 ↓
Lapin, racine antérieure	0,0105	0,0114	0,0011 ↑
„ „ postérieure	0,0130	0,0110	0,0022 ↓
„ nerf sciatique	0,0151	0,0145	0,0008 ↓
Alose (E. Lucius), nerf optique	0,0131	0,0086	0,0045 ↓
„ „ „ „ olfactorius	0,0107	0,0071	0,0042 ↓
Carpe (C. carpo), nerf optique	0,0135	0,0100	0,0038 ↓
„ „ „ „ olfactorius	0,0122	0,0083	0,0041 ↓

Weiss (228) kam durch histologische Untersuchung des Bindegewebes an beiden Querschnitten des Nervus ischiadicus zu der sehr einleuchtenden Erklärung der Differenz der Demarkationsströme, daß an demjenigen Querschnitt, bei dem eine bessere innere Nebenschließung durch größere Bindegewebsmengen besteht, der nach außen ableitbare Demarkationsstrom schwächer ist. In der Tat fand er, daß sich hier der zentrale zu dem peripheren Querschnitt wie 1 : 1,24 verhielt. Aehnliche Unterschiede in der Entwicklung des Zwischengewebes konnte Weiss an den vorderen und hinteren Wurzeln

1) Die Pfeile habe ich dazu gesetzt, um die jeweilige Richtung des Axialstromes im Nerven anzugeben, wie sie sich aus der Potentialdifferenz zwischen beiden Querschnitten und der Tabelle bei Weiss (228), wo auch die Mendelssohnschen Funde Verwendung fanden, ergiebt.

des Frosches und dem Nervus opticus des Hechtes feststellen. Auch ist am Nervus olfactorius nach meinen eigenen Erfahrungen in der Peripherie das Zwischengewebe viel stärker entwickelt und auch hier resultiert ja ein absteigender Axialstrom. Endlich hat WEISS auch gezeigt, daß Auflegen eines Streifchens feuchten Filtrierpapieres auf das eine Nervenende sofort einen gegen dieses Ende im Nerven gerichteten Axialstrom erzeugt.

Vielleicht lassen sich die von MATHEWS beschriebenen Erscheinungen der elektrischen Polarität bei Polypen auf die gleichen Ursachen wie die Axialströme zurückführen. MATHEWS (169) fand bei Tubularien an jedem von zwei Querschnitten begrenzten Körperteile den kopfwärts gelegenen Querschnitt stets negativ gegenüber dem nach dem Fußende gerichteten. Die Potentialdifferenz konnte zwischen beiden Querschnitten bis zu 5 Millivolt betragen. Es würde hier zu weit führen auf die von MATHEWS gegebene Erklärung einzugehen.

Aktionsströme markhaltiger und markloser Nerven.

Am eingehendsten ist der Verlauf der Aktionsströme am markhaltigen Froschnerven untersucht worden. Seit der Entdeckung DU BOIS-REYMONDS aus dem Jahre 1843, daß der Demarkationsstrom des Nerven sich bei tetanischer Nervenreizung vermindert und den grundlegenden Rheotomversuchen BERNSTEINS, in denen zuerst der einphasische Aktionsstrom in seinem Verlauf verfolgt werden konnte, sind zahlreiche, hier nicht im einzelnen wiederzugebende Untersuchungen über den Aktionsstromverlauf im markhaltigen Froschnerven unter den verschiedensten Bedingungen vorgenommen worden. So hat HERMANN (141 u. 142) besonders auch den Ablauf des zweiphasischen Aktionsstromes am Nerven mittels des Rheotoms verfolgt. Später wurden unsere Kenntnisse über den Verlauf der Aktionsströme im markhaltigen Froschnerven durch die mit vorzüglicher Technik durchgeführten Versuche von GOTCH und BURCH (121 u. 122), die am Kapillarelektrometer den Ausschlag des Quecksilbers registrierten, gefördert. Aus den erhaltenen Kurven konnte der Verlauf der Spannungsänderung berechnet werden. Beistehende Figg. 13 und 14 zeigen der-

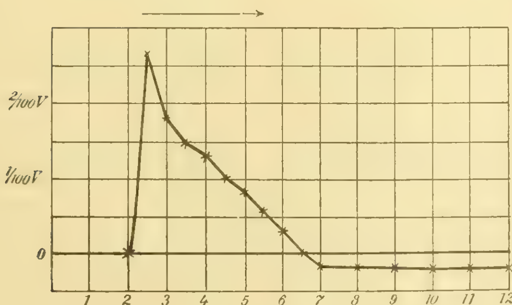


Fig. 13.

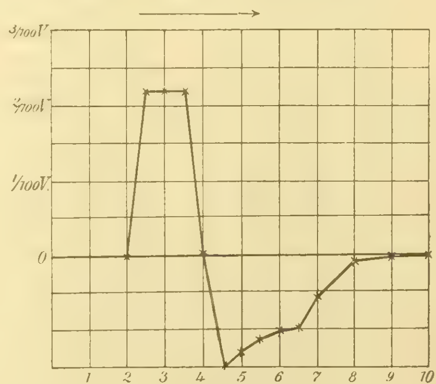


Fig. 14.

Fig. 13 und 14. Einphasischer und zweiphasischer Aktionsstrom des Froschnerven. Nach den von GOTCH und BURCH gefundenen Werten gezeichnet. Aus GOTCH u. BURCH, Electrical response of Nerve investigated with Electrometer. Proc. of the Roy Soc. Vol. 63, 1898, p. 310.

artige, bei Zimmertemperatur aufgenommene analysierte Kurven des einphasischen und des zweiphasischen Aktionsstromes. Man kann aus ihnen ersehen, daß die Aktionsströme wesentlich länger dauern, als es seinerzeit auf Grund der Bernsteinschen Rheotomversuche vermutet werden konnte (0,7 σ Bernstein, 5,6 σ Hermann, 2,4 σ Head (135)[1]).

Neuerdings ist durch das Einthovensche Saitengalvanometer die Untersuchung der Aktionsströme am markhaltigen Froschnerven wesentlich erleichtert. Allerdings liegt auch hier bisher noch keine mittels Eichungskurve des Saitengalvanometers nach den von Einthoven gegebenen Prinzipien analysierte Kurve des Stromverlaufes vor[2]). Ich muß mich hier darauf beschränken, eine nur ganz rohe Analyse einer möglichst typischen ein- und zweiphasischen Aktionsstromkurve vom Froschnerven wiederzugeben[3]), die nach dem Prinzip der Kapillarelektrometerkurvenanalyse[4]) ausgeführt wurde. Es wird in dem angeführten Beispiel das Maximum der ersten Phase bei dem einphasischen Aktionsstrom (Fig. 15a, b und c, Kurve a) bei Zimmertemperatur in weniger als 0,9 σ erreicht. Kurve 15b zeigt den zweiphasischen Aktionsstrom. Das Maximum der ersten Phase liegt hier bei etwa 1,2 σ. Kurve 15c zeigt endlich den einphasischen Aktionsstrom vom Froschnerven bei einer Temperatur von 32°. Die Anstiegszeit dürfte hier etwa 0,55 σ betragen.

Von den Nerven der Fische geben die Nervi electrici von Torpedo nach den Erfahrungen von Fuchs (101) und Boruttau (46) kräftige negative Schwankungen auf mechanischen Reiz (Fuchs) oder Induktionsschlag. Boruttau hat auch zwei negative Schwankungen des genannten Nerven, allerdings nur bei relativ langsamer Plattengeschwindigkeit, abgebildet (s. p. 201, l. c.).

Von dem Warmblüternerven sind die ersten Kapillarelektrometerkurven der Einzelschwankung, allerdings von minimaler Größe, in der Untersuchung von Gotch und Horsley (123) mitgeteilt worden. Insbesondere haben diese Forscher an den Leitungsbahnen des Rückenmarkes (Pyramidenbahn) durch Ableitung vom Längsschnitt und Querschnitt die negative Schwankung des Demarkationsstromes registrieren können. Am Nervus ischiadicus war die negative Schwankung unter den gleichen Umständen bei Erregung von der Großhirnrinde so gering, daß meist nur eine Beobachtung des Integralwertes der Schwankungen am Galvanometer möglich war. Außer den ersten von Gotch und Horsley (124) 1889 bei direkter Reizung erhaltenen negativen Einzelschwankungen am Säugetierischiadicus, die bei ihrer Kleinheit und bei

1) Die Headschen Versuche sind nicht mit den anderen Rheotomversuchen zu vergleichen, da Head bei seinen ganz anderen Ableitungsbedingungen noch die letzten Reste der negativen Schwankung erhalten mußte.

2) Auch in dem neuesten Werke Cremers sind nur die Kapillarelekrometerkurven Gotchs und Burchs und Analysen von solchen mitgeteilt.

3) Vor nahezu 4 Jahren hatte ich Gelegenheit, bei Herrn Kollegen Cremer in München die Aufnahme von ein- und zweiphasischen Aktionsströmen des Froschnerven am Saitengalvanometer mitanzusehen, bei denen allerdings die Geschwindigkeit der Schreibfläche noch wesentlich geringer war.

4) Durch die Vernachlässigung des aus der Saiten**beschleunigung** resultierenden Wertes dürfte in den beistehenden Abbildungen 15, 16 und 17 der Kurvenanstieg noch nicht einmal steil genug sein! — Da bei den Versuchen bestimmte elektromotorische Kräfte zur Eichung in den Nervenkreis eingeschaltet wurden, kann die Größe der analysierten Kurve, wenn man von Widerstandsänderungen absieht, als ganz ungefährer Wert der elektromotorischen Kraft gelten. Vgl. hierzu die an den Seiten der Figuren eingetragenen Werte für 5 bezw. 2 und 3 Millidaniell.

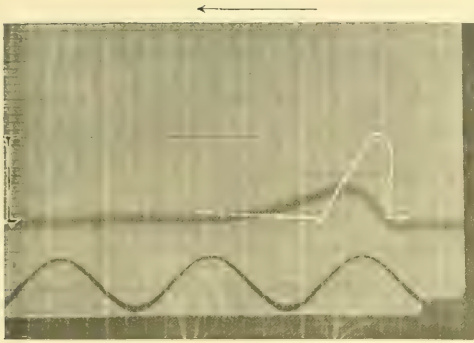


Fig. 15a.

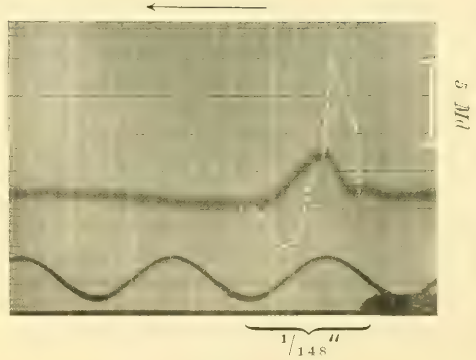


Fig. 15b.

Fig. 15a (No. 19, 5. IV). Einphasischer Aktionsstrom von 4 Nervi ischiadici von *Rana esculenta.* Ableitungsstrecke (Längs-Querschnittsableitung) 9 mm, Zwischenstrecke 55 mm, Reizstrecke 9 mm, Reizung mit Oeffnungsschlag bei Rollenabstand 55 mm (Reizschwelle bei 80 mm). Temperatur = 18°. 1 Skalenteil = 0,87 σ. Anstiegszeit des einphasischen Aktionsstromes kleiner als 0,9 σ.

Fig. 15b (No. 25, 5. IV.). Doppelphasischer Aktionsstrom von 4 Nervi ischiadici von *Rana esculenta.* Ableitungsstrecke (2 Längsschnittselektroden) 22 mm, Zwischenstrecke 31 mm, Reizstrecke 8,5 mm, Reizung mit Oeffnungsschlag bei Rollenabstand 50 mm. Temperatur = 18,3°. 1 Skalenteil = 0,9 σ. Anstiegszeit der ersten Phase des Aktionsstromes ca. 1,2 σ.

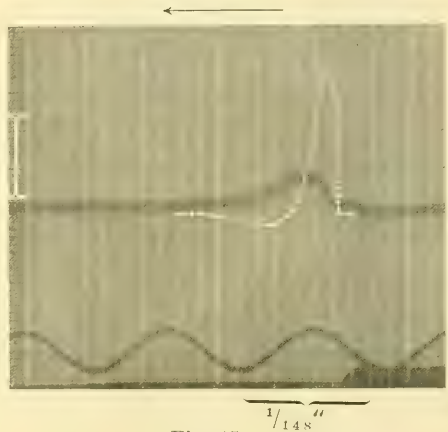


Fig. 15c.

Fig. 15c (No. 30, 6. IV.) Einphasischer Aktionsstrom von 4 Nervi ischiadici von *Rana esculenta.* Ableitungsstrecke (Längs-Querschnittsableitung) 32 mm, Zwischenstrecke 31 mm, Reizstrecke 8,5 mm, Reizung mit Oeffnungsschlag bei Rollenabstand 60 mm. Temperatur = 32°. 1 Skalenteil = 0,87 σ. Anstiegszeit des einphasischen Aktionsstromes etwa 0,55 σ.

der geringen Geschwindigkeit der Schreibfläche keinerlei Einzelheiten über den zeitlichen Verlauf des Aktionsstromes ergeben können, sind z. B. von Boruttau (1901) einige Kurven des ein- und zweiphasischen Aktionsstromes mitgeteilt (48), die ebenfalls, entsprechend dem damaligen Stand der Technik, nicht ausreichten, uns über den wahren Stromverlauf zu unterrichten.

Ehe der Verlauf des ein- und zweiphasischen Aktionsstromes bei direkter Nervenreizung am Warmblüter festgestellt war, hat man über die viel interessantere, aber auch viel kompliziertere Frage nach dem Verlauf der Aktionsströme bei natürlicher Innervation gearbeitet. Solche Versuche wurden von Reid und Macdonald (163) am zentralen Stumpf des Nervus phrenicus und von Boruttau (48) vorgenommen. Bei der relativ geringen Empfindlichkeit der damaligen Methoden konnte dabei kein Aufschluß über den Verlauf der einzelnen Aktionsströme gewonnen werden. Das gleiche gilt für die an sich sehr interessante Beobachtung von Lewandowsky (162) über die negative Schwankung am zentralen Vagusstumpf beim Aufblasen der Lunge,

und auch in der neueren Untersuchung von Alcock und Seemann (1), die bemerkenswerterweise auch beim Aussaugen der Lunge eine weitere negative Schwankung bei der Katze finden, ist der Verlauf der einzelnen Aktionsströme noch nicht verfolgbar. In allerletzter Zeit hat Einthoven selbst (86) die Versuche am peripheren Vagusstumpf wiederholt. Er konnte hierbei zeigen, daß neben den durch Aufblasen und Ansaugen bedingten negativen Schwankungen im Vagus noch raschere, von der Herztätigkeit abhängende elektrische Vorgänge verlaufen. Die Kurven sind alle mit relativ geringer Plattengeschwindigkeit aufgenommen, auch ist die Einstellungsgeschwindigkeit bei genügender Empfindlichkeit des Instrumentes gerade im vorliegenden Falle wohl kaum so weit zu treiben, daß man schon jetzt entscheiden kann, ob sich die langsamen negativen Schwankungen bei der Atmung in eine Rhythmenreihe von einzelnen Schwankungen auflösen lassen oder ob, wie es Einthoven p. 209 als Vermutung ausspricht, „der erwähnte Erregungszustand sich im Nerven durch Erscheinungen manifestiert, die denjenigen des galvanischen Elektrotonus ähnlich sind“ [1]). Auch Boruttau räumt ein (48), daß seine vom markhaltigen Nerven erhaltenen Kapillarelektrometerkurven noch nicht für eine zeitliche Bestimmung des Stromverlaufes ausreichen. Allerdings glaubt er so weit gehen zu können, bei seinen letzten Aufnahmen bei Plattengeschwindigkeiten bis zu 70 cm in der Sekunde festzustellen, daß „der zeitliche Verlauf des Einzelaktionsstromes bei dem mit dem Körper zusammenhängenden Warmblüternerven ein schnellerer ist, als bei den Froschnerven“. Unter völlig normalen Verhältnissen dürfte nach ihm der aufsteigende Schenkel 1 σ nie überschreiten.

Um den Aktionsstrom am Froschnerven mit dem des Warmblüternerven vergleichen zu können [2]), habe ich in beistehenden Fig. 16 und 17 bei nahezu der gleichen großen Geschwindigkeit der Schreibfläche von etwa 3 m an zwei unmittelbar zuvor exstirpierten Ischiadicis eines Kaninchens (Fig. 16) und eines Hundes (Fig. 17) den einphasischen Aktionsstrom mit einer stark gespannten Quarzsaite aufgezeichnet. Es ergibt sich bei den Nn. ischiadicis des Kaninchens, daß die elektromotorische Kraft, soweit meine rohe Analyse eine genaue Angabe gestattet, in etwa 0,5 σ ein Maximum von 1,5 Millidaniell erreicht und der ganze Vorgang in etwa 7 σ abgeklungen ist. An den Nervis ischiadicis des Hundes (Fig. 17) schätze ich im vorliegenden Falle die Anstiegszeit auf 0,7 σ, und das Maximum der elektromotorischen Kraft würde ungefähr 4 Millidaniell betragen. Vergleicht man damit den Aktionsstromverlauf am Froschnerven bei ähnlicher hoher Temperatur (vgl. die Fig. 15c auf p. 137), so zeigt sich, daß die zeitlichen Unterschiede ganz auffallend gering sind.

---

1) Gerade im Hinblick auf die jetzt am Nerven nachgewiesenen rhythmischen Erregungsvorgänge möchte ich Cremer beistimmen, wenn er vermutet, daß die scheinbar gleichmäßige Dauerwirkung nur durch ein verschiedenes Eintreffen der Aktionsstromwellen in den einzelnen Vagusfasern bedingt ist.

2) Das Verhältnis des Galvanometerausschlages durch den Demarkationsstrom zum Galvanometerausschlag durch die integrale negative Schwankung beträgt z. B. bei Kaninchenischiadicus 250 : 6, Vagus Mensch 120 : 9 (Boruttau), beim Froschnerven aber findet man Werte von 10 Proz. des Nervenstromes und mehr (vgl. z. B. Biedermann, Elektrophysiologie, p. 660).

Vom Nervus ischiadicus eines winterschlafenden Murmeltieres wurde jüngst von Cremer (73) der einphasische Aktionsstrom registriert (vgl. beistehende Fig. 18). Der Abstand zwischen zwei Zeitordinaten beträgt etwa $^2/_{1000}$ Sekunden, $^1/_{100}$ Volt entspricht 15 mm. Der langsame Kurvenanstieg dürfte sich wohl zur Genüge aus der niedrigen Versuchstemperatur (10 ° C) erklären, ohne daß es nötig wäre, irgend eine funktionelle Besonderheit der Nerven eines Winterschläfers anzunehmen [1]).

Viel häufiger sind am markhaltigen Warmblüternerven, wie schon aus der obigen Darlegung hervorgeht, die Integralwerte von negativen Schwankungen beobachtet worden. Es hat sich in der Hauptsache herausgestellt, daß bei ihnen die Größe der negativen Schwankung gegenüber dem verhältnismäßig großen Wert des Demarkationsstromes

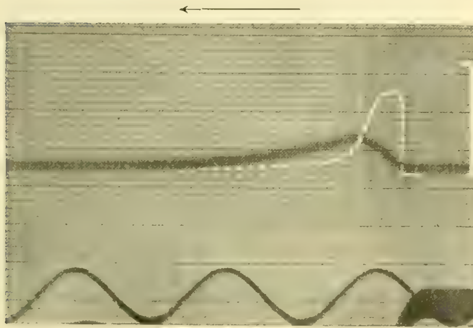


Fig. 16.

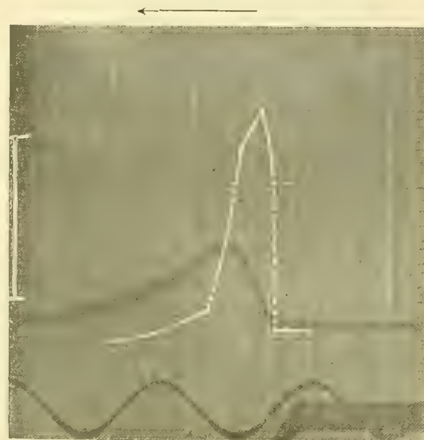


Fig. 17.

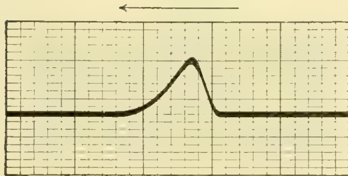


Fig. 18.

Fig. 16 (No. 1, 7. IV.). Einphasischer Aktionsstrom von 2 Nervi ischiadici des Kaninchens. Ableitungsstrecke (Längs-Querschnittsableitung) 13 mm, Zwischenstrecke 49 mm, Reizstrecke 5 mm, Reizung mit Oeffnungsschlag bei Rollenabstand 80 mm in R. Temperatur = 35 °. 1 Skalenteil = 0,8 σ. Anstiegszeit des einphasischen Aktionsstromes etwa 0,5 σ.

Fig. 17 (No. 12, 7. IV.). Einphasischer Aktionsstrom von 2 Nervi ischiadici eines etwa $^3/_4$-jährigen Hundes. Ableitungsstrecke (Längs-Querschnitt) 13 mm, Zwischenstrecke 50,5 mm, Reizstrecke 6,0 mm, Reizung mit Oeffnungsschlag bei Rollenabstand 60 mm. Temperatur = 36 °. 1 Skalenteil = 0,87 σ. Anstiegszeit des einphasischen Aktionsstromes etwa 0,7 σ.

Fig. 18. Monophasischer Aktionsstrom des Murmeltiernerven (24. Januar 1907). Von rechts nach links zu lesen. Aus Cremer, Allgemeine Nervenphysiologie. Nagels Handb., Bd. 4 (1909), Lief. 2, p. 890.

1) In der unlängst erschienenen allgemeinen Nervenphysiologie (73) hat Cremer den einphasischen Aktionsstrom des Kaninchenischiadicus nach einer Originalaufnahme Einthovens abgebildet (Reizung des Nerven durch einen aufsteigenden konstanten Strom). Es ist das außer einer früher von mir (108) auf Fig. 9, Taf. III, wiedergegebenen Kurve des einphasischen Aktionsstromes des Kaninchens, wo auch die Analyse versucht wurde, die einzige Saitengalvanometerkurve vom Warmblüternerven, die zum Vergleich herangezogen werden könnte.

recht geringfügig ist (vgl. z. B. Grützner, 131). Da aus diesen Dauerablenkungen nur wenig für den Vergleich der Leistungen der verschiedenen Nervenarten zu gewinnen ist, muß ich mir versagen, auf die verschiedenen diesbezüglichen Arbeiten, insbesondere die Beobachtungen Alcocks (2) an langsam in 1,05-proz. NaCl-Lösung sich abkühlenden Nerven, Boruttaus (unter anderem erhielt er am menschlichen Vagus 20 Minuten nach der Dekapitation bei schwacher Reizung deutliche negative Schwankungen) und anderer einzugehen. Nur sei noch die Angabe Fredericqs (98) erwähnt, daß beim Warmblüter die Größe der negativen Schwankung nicht immer, wie beim Frosch, der Größe des Demarkationsstromes proportional erscheint. So fand jener Forscher, daß bei den Nerven der Pferde der Demarkationsstrom nur 0,004—0,007 D beträgt, trotzdem aber deutliche negative Schwankungen von dem Nerven erhalten werden konnten (Galvanometerbeobachtungen). Dieser Befund läßt sich durch die Annahme, daß der ausgeschnittene Pferdenerv ein stärkeres Dekrement besitzt, leicht erklären. Die Abhängigkeit der Größe der negativen Schwankung am Galvanometer von der Größe des Demarkationsstromes beruht wohl nur darauf, daß mit dem Verschwinden des Demarkationsstromes die Reaktion allmählich wieder diphasisch wird. Das letztere kann natürlich nicht eintreten, und der Demarkationsstrom verliert jede Bedeutung, wenn sich von vornherein die Erregung mit starkem Dekrement im Nerven verbreitet.

Die Untersuchung der Aktionsströme an sogenannten marklosen Nerven hat ergeben, daß ihr Ablauf im Prinzip mit dem Verlauf der Aktionsströme des markhaltigen Nerven übereinstimmt, nur sind die Zeitwerte wesentlich größere. Dabei zeigt sich, daß, entsprechend der sehr verschiedenen Leitungsgeschwindigkeit der verschiedenen marklosen Nerven auch der zeitliche Verlauf der Aktionsströme großen Schwankungen unterliegt. Unter marklosen Nerven sind also nicht Gebilde zu verstehen, die alle ganz gleichartig funktionieren, sondern es werden bei den verschiedenen Arten die mit der Erregung verbundenen chemischen Prozesse in sehr verschiedener Weise ablaufen.

Die älteste Beobachtung der negativen Schwankung wurde von Kühne und Steiner (158) an dem marklosen Nervus olfactorius des Hechtes gemacht. Reizung mit tetanisierenden Induktionsströmen gab sehr große negative Schwankungen des Längsquerschnittsstromes, und das Ausmaß derselben war hier, wie es sich für den markhaltigen Nerven auch fernerhin bestätigte, von der Größe des Demarkationsstromes abhängig. Es trat dies hier besonders hervor, weil am Olfactorius des Hechtes der Demarkationsstrom regelmäßig sehr rasch abnimmt (s. auch unten). Später ist der Olfactorius noch mehrfach zu Untersuchungen über die Physiologie der marklosen Nerven herangezogen worden. So zeigte Sowton (213) an ihm, daß die hier langsam verlaufende negative Schwankung sich selbst nach einem einzelnen Induktionsschlag mit dem Galvanometer deutlich beobachten läßt. Auch gelang es, die negative Schwankung aufzuzeichnen, wie sie nach Anlegung eines mechanischen Querschnittes auftrat. Als grundlegenden Unterschied aber zwischen dem Verhalten des markhaltigen Froschnerven und dem des marklosen Nervus olfactorius findet sie folgendes: Während bei markhaltigen Nerven die aufeinander folgende Reizwirkungen sehr wenig oder überhaupt nicht abnehmen, oder tatsächlich anwachsen („staircase-effect"), zeigt der marklose Nerv immer eine vergleichsweise rasche Abnahme aufeinander folgender Wirkungen. Die Deutung dieser Erscheinung als Ermüdung

des Nerven lag sehr nahe. Später gelang es mir, die bei SOWTONS Versuchen noch möglichen Einwände der Schädigung der Reizstelle etc. durch Anwendung von zwei Reizstellen zu beseitigen und damit den Beweis zu erbringen, daß der marklose Nerv bei anhaltender Reizung „ermüdet". Es erfährt nicht nur die Reizstelle Veränderungen, sondern auch der ganze Nervenstamm durch die Fortleitung der mit der Erregung verknüpften Vorgänge. Andererseits aber war der ausgeschnittene Nervus olfactorius auch einer Erholung fähig, was daraus hervorging, daß nach Einschiebung einer Pause nach einer längeren Reizung die Aktionsströme wieder einen höheren Wert erreichten. (Vgl. hierzu die Veränderungen der Aktionsströme bei anhaltender Reizung des quergestreiften Muskels, wie sie jüngst von v. BRÜCKE [53] genauer verfolgt wurden.)

Die Dauer der negativen Schwankung ist beim Nervus olfactorius bei Reizung mit dem einzigen Induktionsschlag wesentlich länger, als man sie sonst an den verschiedenen Nervenfasern beobachtet hat. So konnte ich (110) seinerzeit feststellen, daß der Anstieg der negativen Schwankung bei Zimmertemperatur mehrere Hundertstel-Sekunden dauerte, und es konnten 0,4 Sekunden oder noch längere Zeit verstreichen, bis die Schwankung vollständig geschwunden war. In beistehender Fig. 19 ist ein zweiphasischer Aktionsstrom des Nervus olfactorius wiedergegeben, wie ihn jüngst Herr KOIKE am Saitengalvanometer im hiesigen Institut registrieren konnte. Bei der raschen Reaktion der verwendeten Saite konnte auf eine Analyse der Kurve verzichtet werden. Mittels der elektrischen Erscheinungen hat NICOLAI (178 u. 179) auch genauere Messungen der Leitungsgeschwindigkeit

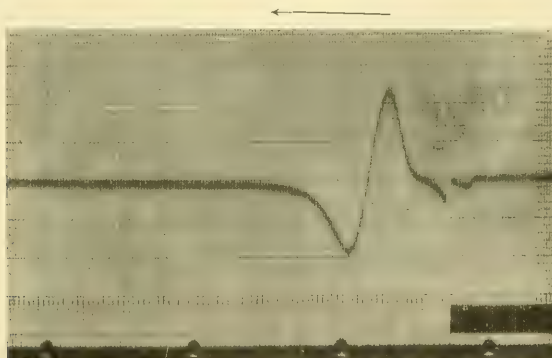


Fig. 19. Zweiphasischer Aktionsstrom vom Riechnerven des Hechtes. (Nach einer von Herrn KOIKE im Gießener Institut gemachten Aufnahme.) Zwischenstrecke 5 mm, Ableitungsstrecke 4 mm. Temp. 12° C. Zungenpfeife von 148 Schwingungen und Markierung von $^1/_5$''.

am Olfactorius machen können und fand hier bei 5° eine Geschwindigkeit von 6—9 cm, bei 20° 16—24 cm. Es beziehen sich diese Werte auf Reizungen des Nerven mit dem konstanten Strom, doch wurden bei Reizung mit Induktionsschlägen ganz ähnliche Zahlen erhalten. Es geht daraus also hervor, daß mit der Verlangsamung des Ablaufes der Aktionsströme auch die Leitungsgeschwindigkeit der Erregung im Vergleich zum markhaltigen Nerven ganz außerordentlich vermindert ist. Betreffs weiterer Unterschiede im Verhalten des Nervus olfactorius im Vergleich zu den am meisten untersuchten

markhaltigen Froschnerven muß hier auf meine ausführliche Monographie verwiesen werden.

An einem noch wesentlich tiefer stehenden Objekt, den marklosen Nervensträngen von *Anodonta*, die sich hier zwischen den beiden vorderen und dem hinteren Ganglion ausspannen, hat Biedermann den Erregungsvorgang eingehend untersucht. Entsprechend der geringen Leitungsgeschwindigkeit, die von Fick (96) auf 1 cm in einer Sekunde geschätzt wurde, vollzieht sich der Erregungsvorgang, bezw. verläuft der Aktionsstrom so langsam, daß man bei Reizung mit konstantem Strom, insbesondere wenn die Kathode des Reizstromes an die Zwischenstrecke grenzt (absteigender Strom im Sinne Biedermanns), sehr wohl mit der Bussole eine anfängliche negative Schwankung wahrnimmt, die bei längerer Schließungsdauer des Reizstroms zurückgeht. Sehr häufig beobachtet man auch hier bei doppelter Längsschnittableitung eine negative Schwankung, wenn die der Reizstelle nähere Elektrode sich gegen die der Reizstelle fernere negativ verhält, entsprechend den dekrementiellen Aktionsströmen, wie sie nach Hermann (143) z. B. auch am ausgeschnittenen Skelettmuskel auftreten.

In Fig. 20 ist eine leider durch Erschütterung entstellte Kurve, die ich vom Kommissurnerven einer sehr kleinen *Anodonta* gewonnen habe, wiedergegeben. Die Fünftel-Sekundenmarkierung am Fuße der Figur läßt erkennen, daß von dem Reizmoment *R* an bis zum Beginn der Schwankung ca. 0,27 Sekunden verstreichen, trotz einer

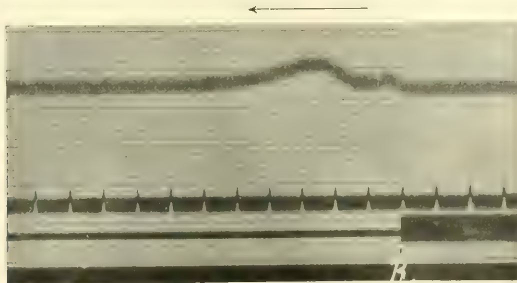


Fig. 20. Einphasischer Aktionsstrom der Kommissurnerven von *Anodonta* (kleines Exemplar). Zwischenstrecke von 6 mm, Reizung durch Oeffnungsinduktionsschlag. Am Fuß der Figur Markierung von Fünftel-Sekunden.

Zwischenstrecke von nur 6 mm, und daß der Anstieg des einphasischen Aktionsstromes beinahe $^1/_5$ Sekunde dauert und mehr als 1 Sekunde vergeht, bis der Schwankungsvorgang sein Ende erreicht hat. Da ich nicht sicher dafür einstehen kann, daß die höchst wahrscheinlich auch hier den Ursprungsort der Erregung darstellende Kathode des Induktionsstromes an die Zwischenstrecke grenzte, will ich nur ganz beiläufig mitteilen, daß sich für die Zwischenstrecke eine Leitungsgeschwindigkeit von 22 mm berechnen ließ. Jedenfalls kommt man zu einem Wert, der den Fickschen Angaben von 10 mm nahesteht[1]).

1) In der soeben erschienenen Allgemeinen Physiologie der Nerven von Cremer (73) ist eine von diesem Forscher gemachte Aufnahme vom Aktionsstrom des *Anodonta*-Nerven wiedergegeben. Er findet eine Leitungsgeschwindigkeit von 5 cm. Er

Als drittes Versuchsobjekt sei der Mantelnerv der Cephalopoden genannt. FUCHS (102) konnte an ihm mit dem Rheotom eine Bestimmung der Dauer der negativen Schwankung vornehmen. Er fand für dieselbe bei stärkerer Reizung eine Dauer von 11,3 σ, bei schwächerer von 8,2 σ, und zwar unter Bedingungen, die dem BERNSTEINschen Rheotomverfahren entsprachen, so daß also, wenn nach dem Vorgang von HEAD (135) längere Bussolzeiten Verwendung gefunden hätten, wahrscheinlich die Schwankungsdauer beinahe die für den Nervus olfactorius erreichen würde. BORUTTAU (46) hat neuerdings mit dem Kapillarelektrometer einphasische Aktionsströme vom Mantelnerv eines *Octopus* aufgenommen und man kann nach seiner allerdings sehr kleinen Kurve den Anstieg auf ca. 20 σ schätzen. Schon die Tatsache, daß Rheotomversuche nach FUCHS am Cephalopodennerv angestellt werden können, sprechen dafür, daß die Ermüdbarkeit bei weitem nicht so groß ist, als bei dem ihnen in der Reaktionsdauer nahestehenden Nervus olfactorius. BORUTTAU betont ausdrücklich, daß der Mantelnerv des *Octopus* in bezug auf Ermüdbarkeit dem Froschischiadicus näher steht, als dem Riechnerven des Hechtes. In Analogie mit dem Froschnerven führt auch wiederholte Tetanisation des Nerven zu einer Zunahme der integralen negativen Schwankungen des Demarkationsstromes, was, wie bei den WALLERschen Versuchen am Froschnerven (219) auf Verlangsamung im Rückgang der negativen Einzelschwankung zu beziehen ist. Außerdem zeigen die Cephalopodennerven ein unabhängig von der Reizung oft rasch eintretendes Absterben. Nach BURIAN (71) besitzt der Cephalopodennerv immerhin eine merkliche Ermüdbarkeit, die allerdings bereits nach Reizpausen von wenigen Sekunden wieder zurückgeht. Diese Zustandsänderung ist am größten an der Reizstelle und nimmt mit weiterer Entfernung von ihr ab, weil sich, bei Dauerreizungen insbesondere, die Erregung mit wachsendem Dekrement fortpflanzt. Die Beobachtungen gründen sich hier auf die Reaktionen des Erfolgsorganes.

Von Untersuchungen am marklosen Nerven von Warmblütern seien hier die ALCOCKschen Beobachtungen (2) an den Milznerven des Pferdes erwähnt. Die Galvanometerbeobachtung, bei der ja die Dauer der Schwankung für die Größe des Ausschlages so wesentlich ist, ergab, daß im Vergleich zum markhaltigen Nerven des gleichen Tieres hier die negative Schwankung etwa 3mal so groß ist. Ferner konnte ALCOCK bei wiederholter Reizung unter Verwendung von zwei Paar Reizelektroden eine Verminderung des Effektes beobachten, aber nur, wenn er eine Probereizung an der Reizstelle selbst einwirken ließ, die zuvor anhaltender Reizung ausgesetzt war (lokale Ermüdung). Er betont, daß dieses Ergebnis dem Befund von BRODIE und HALLIBURTON (51) zu widersprechen scheint, die am Splenicus stundenlang Reizungen vornahmen bei gleichzeitiger Blockierung eines unteren Teiles durch Kälte, und dann nach Aufhebung der Blockierung immer noch die Wirkung auf die Milz erzielten.

Mit dem Saitengalvanometer gelingt es verhältnismäßig leicht, an diesem äußerst ausdauernden marklosen Nerven die Aktionsströme zu

---

bemerkt noch, daß an diesem Objekt infolge der langen Dauer der Negativitätswelle die Ueberlagerung beider Phasen bei doppelter Längsschnittsableitung so bedeutend wird, daß die Diphasischkeit der Kurve nur schwer erkennbar ist.

verzeichnen. In beifolgenden Figg. 21—23 habe ich den zwei- und einphasischen Aktionsstrom bei Reizung des Nerven mit einem Oeffnungsinduktionsschlag wiedergegeben. Wie die am Fuße der Figuren abgebildeten Schwingungen der Stimmgabel von 148 Schwingungen in der Sekunde zeigen, war der Gang der Schreibfläche ein äußerst

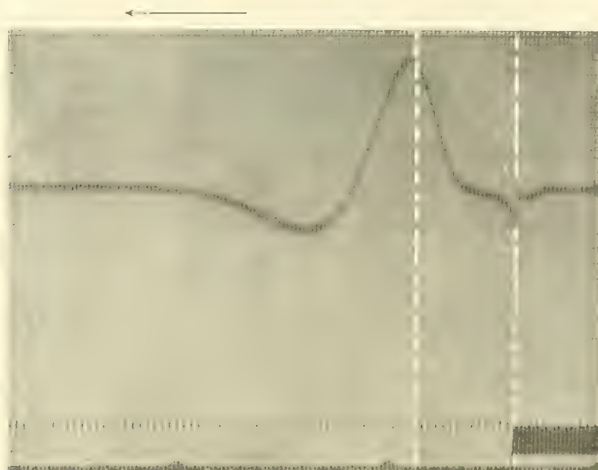


Fig. 21.

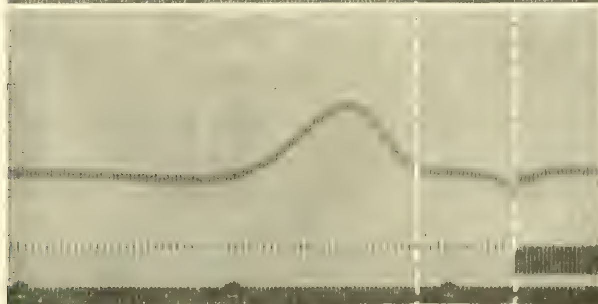


Fig. 22.

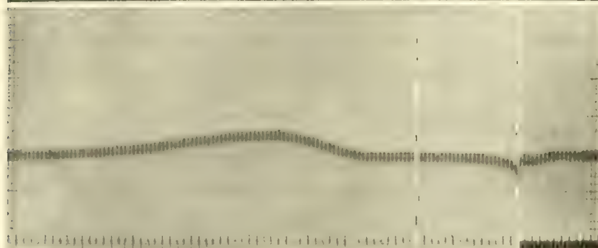


Fig. 23.

Fig. 21—23. Aktionsströme des Milznerven des Pferdes. (Eigene Versuche.)

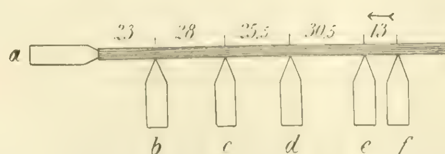


Fig. 23a. Lage der Ableitungselektroden am Milznerven.

langsamer. Es ist der Ablauf der Aktionsströme im Vergleich zum Verlauf der Ströme am markhaltigen Warmblüternerven ein ganz erstaunlich träger! Fig. 23 zeigt den einphasischen Aktionsstrom, wie er bei Ableitung von Längs- und Querschnitt beobachtet wurde (Ableitung *a b* in Fig. 23a). Die Zwischenstrecke betrug hier 84 mm. Die relativ geringe Erhebung der Kurve beginnt etwa $^{23}/_{148}$ Sekunden nach der Reizung, und würde man hiernach die Leitungsgeschwindigkeit unter der Annahme, daß der elektrische Vorgang keine merkliche Latenz erkennen ließe, berechnen, so würde sich eine Leitungsgeschwindigkeit von 54 cm ergeben. Auch der Anstieg der Schwankung, der bei der langsamen Reaktion kaum beträchtlich durch die Analyse verändert würde, dauert eine geraume Zeit (ca. $^{10}/_{148}$ Sekunden), und noch viel langsamer vollzieht sich der Rückgang. Bei der genannten großen Zwischenstrecke von 84 mm ist die elektromotorische Kraft der Schwankung, soweit man sie nach dem Ausschlag beurteilen kann [1]), äußerst gering (ca. $^{3}/_{40}$ Millivolt. — 1 Millivolt gab bei Einschaltung einer entsprechenden Nervenstrecke in den Stromkreis einen Ausschlag von 40 mm) und doch war verhältnismäßig stark bei *e f* (Fig. 23a) gereizt worden. Bei Rollenabstand 3,5 cm war die Schwankung eben merklich, zum Versuch wurde aber Rollenabstand 0 benutzt (4 Akkumulatoren 10 Ohm Widerstand eingeschaltet in den primären Kreis). Es zeigt sich aber, daß die Schwankung bei Verkürzung der Zwischenstrecke ganz beträchtlich größer ist. So zeigt Fig. 22 die schwach doppelphasische Schwankung bei einer Zwischenstrecke von 56 mm. Hier ist schon die elektromotorische Kraft der ersten Phase, soweit es sich direkt aus dem Ausschlag erkennen läßt, gleich $^{9}/_{40}$ Millivolt. Der Abstand der beiden Längsschnittelektroden betrug 28 mm. Noch wesentlich größer ist die doppelphasische Schwankung in Fig. 21, bei der die Zwischenstrecke 30,5 mm beträgt und der Abstand der beiden ableitenden Elektroden 25,5 mm. Hier ist die elektromotorische Kraft der ersten Phase sogar gleich $^{17}/_{40}$ Millivolt.

Der Verlauf der Aktionsströme ist an diesen Milznerven so außerordentlich langsam, wie wir es, abgesehen von den marklosen Nerven von Wirbellosen, bisher nur an dem marklosen Nervus olfactorius des Hechtes kennen. Es sei zum Vergleich auf Fig. 24 verwiesen, wo eine doppelphasische Aktionsstromkurve vom Nervus olfactorius wiedergegeben ist, bei der die Geschwindigkeit der Schreibfläche, wie die Stimmgabelschwingung erkennen läßt, etwa $^{2}/_{3}$ von der in den obigen Versuchen benutzten betrug.

Versucht man, trotz der verschiedenen hohen Aktionsstromkurven, aus den Zwischenstrecken der obigen Versuche die Leitungsgeschwindigkeit zu berechnen, so würde sich aus der Zeitdifferenz bei No. 23 und 22 eine Leitungsgeschwindigkeit von 46 cm ergeben (die Temperatur schwankt hier leider zwischen 36 und 32°). Aus der Differenz bei 22 und 21 würde sich 50 cm ergeben (Temperatur 32 bezw.

1) Der Ausschlag des Saitengalvanometers kann bekanntlich nur unter der Bedingung als Maßstab der elektromotorischen Kraft gelten, daß der Widerstand im Kreis konstant bleibt. Ferner muß, um für alle sehr kurzdauernden elektrischen Vorgänge wenigstens einen Näherungswert zu gewinnen, je nach Spannung der Seite ein Teil der elektromotorischen Kraft aus der Steilheit der Saitenkurve ermittelt werden.

31 °) und aus der Differenz zwischen 21 und 22 (Temperatur 31 bezw. 36 °) 47,3 cm.

Es sei noch erwähnt, daß ich bei einem Milznerven eines anderen Pferdes, wo die Temperatur in jedem der Versuche 36 ° betrug, eine etwas höhere Leitungsgeschwindigkeit, nämlich von 63,7 cm, beobachtete. Jedenfalls beweisen diese Versuche, was bisher noch unbekannt war, daß im marklosen Milznerven, wenigstens nach Entfernung aus dem Körper, sich der ganze Erregungsvorgang auch beim Warmblüter unvergleichlich viel langsamer abspielt, als wir es bisher am markhaltigen Nerven kennen gelernt haben. Nimmt man nach der RGT-Regel an, daß die Leitungsgeschwindigkeit bei einer Steigerung der Temperatur um 10 ° auf das Doppelte bis Dreifache anwächst (vgl. Snyder, 210) bezw. bei Temperatursenkung um 10 ° etwa auf die Hälfte erniedrigt wird, so würde sich für Zimmertemperatur auch für den marklosen Warmblüternerven eine Leitungsgeschwindigkeit ergeben, die von ganz derselben Ordnung wäre, wie die des Nervus olfactorius des Hechtes. Aus den obigen Kurven geht ferner noch hervor, daß sich in dem ausgeschnittenen Nerven der Erregungsvorgang mit außerordentlichem Dekrement fortpflanzt. Dabei ist aber, wie die bisherigen, mehr orientierenden Versuche ergaben, die Leitungsgeschwindigkeit in der Nähe der Reizstelle sowohl, als auch bis zu dem 84 mm entfernten Teil trotz der sehr verschieden starken Erregung an beiden Orten, nicht wesentlich verschieden. Bemerkt sei noch, daß die Kurven so untereinander geordnet sind, daß die Reizmomente in eine Vertikale fallen. Da schrittweise die an Nerven fixen Ableitungselektroden in den Versuchen 21—23 mit dem Galvanometer verbunden wurden, so entspricht auch genau (vgl. die eingezeichneten weißen Vertikallinien) die erste Phase von Fig. 22 dem durch scharfen Knick kenntlichen Beginn der zweiten Phase in Fig. 21. Und ebenso fällt der Gipfel von Fig. 22 mit dem Anstieg des einphasischen Aktionsstromes in Fig. 23 zeitlich zusammen.

Die positive Nachschwankung.

Von Hering (137) wurde nachgewiesen, daß namentlich an frischen Froschnerven nach Schluß einer tetanisierenden Reizung eine positive Schwankung des Nervenstromes auftritt. Die Schwankung wächst, wie später Head ausführlicher zeigte, mit Stärke und Dauer der Reizung, doch waren auch bei Reizperioden, die nur Bruchteile einer Sekunde betrugen, nach Hering bisweilen schon beträchtliche positive Schwankungen nachzuweisen. Nach Head gelingt es nicht, diese positive Schwankung an den Nerven sehr warm gehaltener Temporarien zu erhalten. Auch am Säugetiernerven, wenn er noch im Tiere vom Blute durchströmt wird, ist die positive Nachschwankung von Boruttau (47) beobachtet worden. Dagegen bekommt man vom überlebenden Warmblüternerven nur noch die tetanisch negative Schwankung, ohne daß diese, wie beim Froschnerven, von einer positiven Nachschwankung gefolgt wäre. Vielmehr findet man hier dasselbe, was auch am vielgereizten Olfactorius besonders deutlich hervortritt, die negative Nachwirkung[1]).

1) Kürzlich konnte ich am frisch ausgeschnittenen Hundeischiadicus bei Längs-Querschnittsableitung, während der Nerv in meinem Dampfbadekasten bei Körper-

Am marklosen Muschelnerven hat BIEDERMANN bei Reizung mit kurzdauernden, entgegengesetzt gerichteten konstanten Strömen eine positive Nachschwankung beobachten können, die ganz der von HERING am markhaltigen Nerven beschriebenen entsprach. Auch bei doppelter Längsschnittsableitung konnte von BIEDERMANN (30), wenn sich die Erregung mit einem Dekrement fortpflanzte, eine positive Nachschwankung erhalten werden bei Reizung des Nerven mit dem konstanten Strome. Ich selbst (111) habe am Olfactorius nach wiederholter Reizung mit Induktionsschlägen sehr deutliche positive Nachschwankungen erhalten, wenn der Nerv besonders frisch war und bei der wiederholten Reizung an seinen Aktionsströmen das Treppenphänomen erkennen ließ. Beistehende Fig. 24 zeigt bei langsamem Gang einen derartigen Versuch, wo regelmäßig nach Schluß einer Reizperiode die etwa 2 Sekunden währende positive Nachschwankung eintritt. Hat man durch mehrfache Reizung den Nervus olfactorius gewissermaßen umgestimmt, so gelingt es jetzt mit wenigen, ja bisweilen sogar mit einem einzigen Reiz, eine positive Nachschwankung zu erzielen (l. c., Fig. 26, Taf. III).

Wenn nach obigem auch die positive Nachschwankung als ein verschiedenen markhaltigen und marklosen Nerven eigentümliches Phänomen gelten muß, so sind wir doch seit der grundlegenden Entdeckung HERINGS in bezug auf die Deutung des Phänomens noch keinen Schritt weiter gekommen [1]).

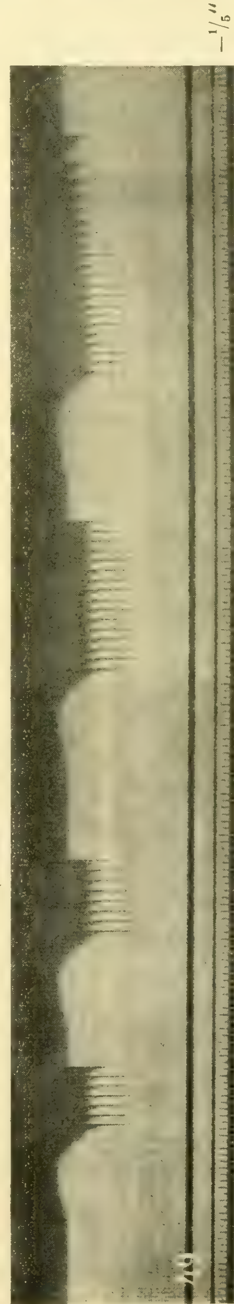


Fig. 24. (Aus GARTEN, Beiträge zur Physiologie der marklosen Nerven, Jena, G. Fischer, 1903, Fig. 49, Taf. VI.)

temperatur gehalten wurde, mehrfach eine deutliche positive Nachschwankung beobachten und den zufällig anwesenden Herren Dr. ORBELI und KOIKE demonstrieren. Als Reiz diente eine Reihe von Schließungs- und Oeffnungsinduktionsschlägen, wie ich sie durch rasches Schließen und Oeffnen des Quecksilberschlüssels mit der Hand erhielt. Die positive Nachschwankung dauerte, nach direkter Beobachtung beurteilt, mehrere Sekunden. Als ich den Vorgang etwa 10′ später bei langsamem Gang registrieren wollte, blieb leider bereits die vorher sicher beobachtete positive Nachschwankung aus.

1) Neuerdings wurden von CREMER (73, p. 903) einige bemerkenswerte Ueberlegungen über die Ursache der positiven Nachschwankung angestellt. So bemerkt er unter anderem, daß, wenn die Ursache an der proximalen Elektrode läge, die positive Nachschwankung vielleicht als vorübergehendes Nachlassen eines bestimmten Tonus aufgefaßt werden könnte, — läge die Ursache an der distalen Elektrode (Querschnitt), so könnte die positive Schwankung als Vordringen der Aktionsstromwellen bis zu diesem Teil angesehen werden, wobei der zeitliche Ablauf sehr verzögert wäre.

Die elektrotonischen Ströme.

Seit der Entdeckung Du Bois-Reymonds, daß bei Durchströmung eines Nervenstückes der zwischen Längs- und Querschnitt bestehende Strom je nach der Richtung des elektrotonisierenden Stromes eine Zu- oder Abnahme erfährt, sind am Froschnerven über Entstehungsbedingungen und zeitlichen Verlauf des Elektrotonus zahlreiche Untersuchungen angestellt worden (vgl. z. B. Hermann, Handbuch, Bd. 1, 1879, p. 157). Da sich die Untersuchungen fast ausschließlich auf das Verhalten der Froschnerven beziehen, sei hier nur auf diejenigen Punkte hingewiesen, in denen man bei anderen Nerven Abweichungen gefunden hat. Wie ich an anderem Ort ausführlich darstellte (112, p. 65), sind Anelektrotonus und Katelektrotonus[1]) am markhaltigen Nerven nach den bisherigen Hilfsmitteln vom Schließungsmoment an vorhanden; während aber der Katelektrotonus gleich anfangs sein Maximum erreicht, um dann während der Durchströmungsdauer langsam herabzusinken, wächst der Anelektrotonus nach seiner Entstehung langsam an, erreicht ein Maximum und sinkt dann langsam wieder ab. Nach Oeffnung des Stromes tritt, wie besonders Hermann (144) durch Beobachtungen am Galvanometer nachwies, am markhaltigen Nerven auf der Kathodenseite extrapolar nur ein dem elektrotonisierenden gleichgerichteter Nachstrom, auf der Anodenseite zuerst ein flüchtiger gleichsinniger, und dann länger anhaltend ein gegensinniger Nachstrom auf. Letzterer würde auf die Oeffnungserregung zurückzuführen sein. Mit den neueren Mitteln ist bisher der Verlauf des An- und Katelektrotonus am Froschnerven noch nicht näher verfolgt worden. Dagegen hatte man in älterer Zeit eingehend die Größen von Anelektrotonus und Katelektrotonus miteinander verglichen und festgestellt, daß der Quotient A : K, der das Verhältnis der durch Anelektrotonus bezw. Katelektrotonus hervorgerufenen Galvanometerablenkungen in Skalenteilen darstellt, stets größer als 1 ist. Durch Einwirkung von Aether wird, wie Biedermann zeigte, am markhaltigen Nerven der Anelektrotonus so weit verkleinert, daß schließlich An/K nahezu 1 wird. Diese Tatsache und Beobachtungen am marklosen Nerven, auf die im folgenden noch näher einzugehen wäre, haben bekanntlich Hering und Biedermann dazu geführt, am markhaltigen Nerven eine Scheidung zwischen physikalischem und physiologischem Anteil des Elektrotonus vorzunehmen (vgl. hierzu auch Garten, 112).

Von den markhaltigen Nerven der Säugetiere teilt Boruttau (47) mit, daß er auch hier den Anelektrotonus stets etwas größer als den Katelektrotonus gefunden hat. Der Bruch $\frac{A}{K}$ erreicht beim Warmblüternerven niemals die gleiche Größe wie beim Froschnerven. Bei dem marklosen Nervus splenicus des Pferdes fand Alcock (2) Anelektrotonus und Katelektrotonus sehr schwach entwickelt, aber den Anelektrotonus etwa viermal größer als den Katelektrotonus, was dafür sprechen würde, daß die elektrotonischen Erscheinungen hier

1) Unter K und An wird hier und im folgenden der Strom verstanden, der bei Ableitung von 2 Längsschnittspunkten zur Seite der K oder A auftritt oder sich bei Ableitung von Längsschnitt und Querschnitt zu dem bestehenden Strom algebraisch addiert.

nicht durch die im Nervenstamm enthaltenen markhaltigen Fasern bedingt wären.

Bei den marklosen Nerven von Wirbellosen sind von Biedermann (30), Mendelssohn (172) und Boruttau (49) die elektrotonischen Ströme untersucht worden. Biedermann findet an den marklosen Nervensträngen von *Anodonta,* daß bei reiner doppelter Längsschnittsableitung der katelektrotonische Strom vollständig fehlt und nur ein während der Schließungsdauer allmählich anwachsender starker Anelektrotonus vorhanden ist. Besteht von vornherein eine Schädigung des Nerven, an der von der Durchströmungsstrecke entfernteren Bussolelektrode, so kombiniert sich zu dem Anelektrotonus noch der dekrementielle Aktionsstrom, und man erhält demnach zur Seite der Anode einen doppelsinnigen Ausschlag, während an der Kathodenseite sich eine negative Schwankung des Längsschnittsstromes allein merklich macht[1]). Boruttau (48) hat am gleichen Objekt einige Versuche angestellt und konnte hier den Hauptpunkt der Biedermannschen Untersuchung bestätigen: „extrapolarer elektrotonischer Strom bei konstanter Durchströmung nur an der Anode ausgesprochen; dafür auf der Kathodenseite nach der Schließung sehr langsam verlaufende und sich wellenförmig fortpflanzende Aktionsnegativität“. An dem Mantelnerven von *Octopus* fand der gleiche Forscher (49) den Anelektrotonus sehr stark, den Katelektrotonus nur sehr schwach entwickelt. Es würde das der von Boruttau geäußerten Vermutung entsprechen, daß der Mantelnerv in seinem elektrischen Verhalten etwa zwischen dem markhaltigen Froschnerven und den ganz myelinarmen Nerven, Hechtolfactorius, Muschelnerv, steht (46). Uebrigens hatte früher Uexküll angegeben, daß irgendwelcher beträchtlicher Elektrotonus an den Mantelnerven der Cephalopoden nicht vorhanden wäre (217). Mendelssohn (172) hat in Arcachon die Nerven von verschiedenen Seetieren: Cephalopoden, Gastropoden, Acephalen und einigen Crustern auf die extrapolaren elektrotonischen Ströme geprüft. Er fand bei Durchströmung einer Nervenstrecke mit 4—6 D, daß alle stärkeren myelinlosen Nervenstämme sowohl Anelektrotonus wie Katelektrotonus geben; doch waren immer die anelektrotonischen Ströme viel kräftiger, als die katelektrotonischen. Es war also der Quotient A/K bei den myelinlosen Nerven der genannten Tiere viel größer, als bei dem myelinhaltigen Froschnerven. Bei einigen, namentlich sehr dünnen Nerven kann der katelektrotonische Strom ganz fehlen, so daß, wie bei dem *Anodonta*-Nerven, der Anelektrotonus das einzige Zeichen des Elektrotonus darstellt. Bei meinen Versuchen über Elektrotonus des Nervus olfactorius des Hechtes konnte ich nachweisen, daß sowohl bei Längs-Querschnitts- wie auch bei doppelter Längsschnittableitung bis zu einer Zwischenstrecke von etwa 7 mm katelektrotonische und anelektrotonische Ströme bei der von mir benutzten Elementenzahl (2 Daniell) auftraten. Aus der graphischen Verzeichnung des Kapillarelektrometerausschlages und Verlagerung der Ableitungselektroden auf die den Reizelektroden entgegengesetzte Seite des Nerven konnte gezeigt werden, daß eine rein physikalische Komponente, und zwar in diesem Falle eine ordinäre Stromschleife, im Schließungsmomente auftrat und

1) Die Biedermannschen Befunde habe ich versucht durch eine Reihe schematischer Kurven zu veranschaulichen (a. a. O. p. 7).

sich erst viel später zu ihr der physiologische elektrotonische Strom gesellte. Besonders beweisend für die von Hering und Biedermann vertretene Anschauung erscheint die Tatsache, daß hier bei kurzer Schließungsdauer des konstanten Stromes der Anelektrotonus sich erst nach Oeffnung des konstanten Stromes entwickelt, bezw. sein Maximum erreicht. In beistehender Fig. 25 ist dieser nachhinkende Anelektrotonus wiedergegeben, und zwar bei einer Elektrodenlage, bei der die ordinären Stromschleifen eine Senkung des Quecksilbermeniscus ergaben. Besonders bei Reizung 3, 4 und 5 ist das der Schließungsdauer nachhinkende Ansteigen der Kurve sehr deutlich. Betreffs der dem Anelektrotonus folgenden negativen Nachschwankung, sowie der dem Katelektrotonus bisweilen folgenden positiven Nachschwankung vgl. die obige Arbeit.

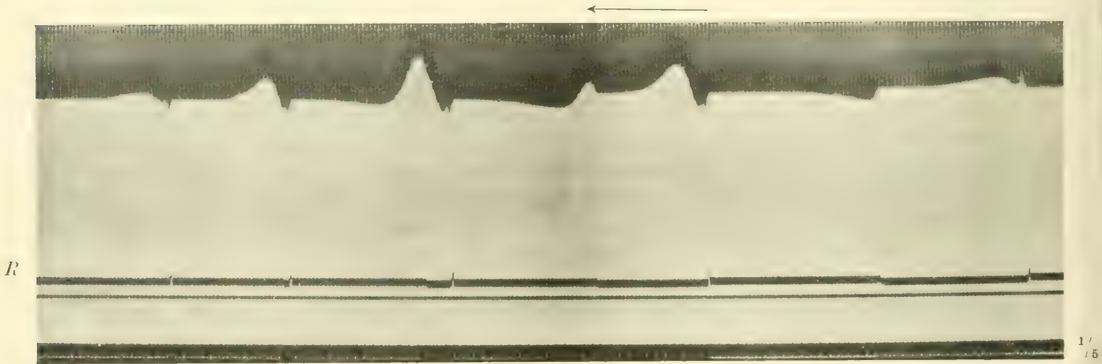


Fig. 25. (Aus Garten, Beiträge zur Physiologie der marklosen Nerven, Jena, Fischer, 1903, Fig. 102, Taf. XV.) Die Durchströmungsdauer entspricht einer geringen Senkung der Linie *R*.

Elektrische Erscheinungen am Zentralnervensystem.

Die elektrischen Erscheinungen am Zentralnervensystem sind entsprechend dem komplizierten Bau desselben verhältnismäßig vieldeutig. Wird hier ein Aktionsstrom beobachtet, so erhebt sich die erste Frage: stammt der Aktionsstrom von den markhaltigen Nervenfasern oder ist er durch Erregung zahlreicher markloser Fasern der grauen Substanz oder ist er endlich durch Erregungsvorgänge der Ganglienzellen der Rinde oder tiefliegender Kerne bedingt? Insbesondere werden sich bei Versuchen an der Hirnrinde die Verhältnisse komplizieren, da wir hier gleichzeitig Aktionsströme sehr verschiedener, bald tätiger, bald ruhender Systeme zu erwarten haben. Kein Wunder, daß nur wenige Forscher sich an diese Probleme heranwagten. Als erster dürfte, wie auch Gotch und Horsley (123 u. 124) erwähnen, Caton (72) die Aktionsströme an der Hirnrinde der Warmblüter beobachtet haben. Verbindet man nach ihm einen unverletzten Punkt der Hirnrinde mit einem verletzten Teil, so verhält sich ersterer gegen letzteren positiv. Setzt man den unverletzten Rindenteil in Erregung, so tritt eine negative Schwankung des Stromes auf (Beobachtung am Affen). Beim Kaninchen konnte ein Rindenteil, der Augenlidbewegungen auslöste, durch Belichtung der gegensinnigen Retina in Erregung versetzt werden, wie sich aus der negativen Schwankung erkennen ließ. Setschenow (209) hat an

Rückenmark und Medulla oblongata vom Frosch negative Schwankungen eines Demarkationsstromes beobachtet, wenn er von Medulla oblongata und einem oberhalb derselben angelegten Querschnitt bezw. vom Rückenmark und einem am unteren Ende desselben angelegten Querschnitt ableitete. An der Medulla oblongata zeigten sich „spontan“ negative Schwankungen, die am Längsquerschnitt des Rückenmarkes fehlten. Doch konnten auch untere Rückenmarksteile von der Medulla oblongata „spontan“ erregt werden. Auch waren an der Medulla oblongata bei Reizung des Nervus ischiadicus je nach Erregbarkeit der Zentren sehr verschieden große negative Schwankungen zu beobachten. Die Angabe von Setschenow, daß der Längsquerschnittsstrom nur langsam sein Maximum erreicht, dürfte, da es sich ja um Beobachtung langsamer Vorgänge mit dem Galvanometer handelt, auf dem allmählichen Verschwinden der zunächst auftretenden starken Dauererregung beruhen.

Baglioni (13) hat am gleichen Objekt versucht, die Frage zu entscheiden, ob die tätigen Ganglienzellen der Sitz elektromotorischer Kräfte sind. Bei seinem Präparat wird von einem Querschnitt des isolierten Froschrückenmarkes unterhalb der Medulla oblongata abgeleitet, während die zweite Elektrode auf die unversehrte Pars lumbalis zu liegen kommt. Es gibt dann eine mechanische Reizung der Fußhaut eine negative Schwankung von 1—2 Skalenteilen, wobei der Längsquerschnittsstrom etwa 50 Skalenteilen entspräche. Nach Betupfung des Rückenmarkes mit ganz schwacher Strychninlösung, was einer Vergiftung der Ganglienzellen der Hinterhörner gleichkäme, nimmt die negative Schwankung auf das Zehnfache zu, und zugleich soll merkwürdigerweise auch der Demarkationsstrom sehr beträchtlich anwachsen. So betrug in einem Falle der Demarkationsstrom vor der Vergiftung + 4,7 Millivolt, nach der Vergiftung 15,2 Millivolt, und der Aktionsstrom erreichte jetzt einen Wert von — 2,1 Millivolt.

Gotch und Horsley (123 u. 124) haben beim Warmblüter die Beobachtung der Aktionsströme dazu verwendet, um die Leitungsbahnen im Rückenmark zu untersuchen. Auch sie konnten beispielsweise bei Rindenreizung zeigen, daß entsprechend der Kreuzung der Pyramidenbahn, in der ja vorwiegend die absteigenden Fasern auf die Gegenseite gelangen, nach Längsteilung des Rückenmarkes die stärkste negative Schwankung auf der Gegenseite so bei Katze wie Affe erfolgt. Es würde hier zu weit führen, auf die weitere Anwendung der negativen Schwankung zur Erforschung der Leitungsbahnen näher einzugehen. Nur sei hier noch erwähnt, daß die Verff. auch die Versuche an der Hirnrinde (Occipitallappen vom Affen) wiederholt haben. Sie erklären aber, daß die Resultate zu vieldeutig sind, um damit weitere Erkenntnisse für die Funktion der Zentren zu gewinnen.

Von anderen Forschern, die noch gelegentlich den Erregungsvorgang der Hirnrinde mit Hilfe der Aktionsströme beobachteten, sei Wedenski (227) erwähnt, der bei einem epileptischen Anfall von der Großhirnrinde des Hundes zu einem Telephon ableitet und hierbei einen relativ hohen Ton als Zeichen eines in raschen Perioden ablaufenden Erregungsvorganges wahrnimmt. Endlich hat Beck (21) auf Grund der Beobachtungen von Werigo Versuche an der Hirnrinde von Kaninchen und Hund angestellt. Er fand beispielsweise, daß bei Reizung des Auges mittels Magnesiumlichtes bei Ableitung vom

Lobus occipitalis der gegenüberliegenden Seite ein Aktionsstrom auftrat. Es mag hier genügen, diese Versuche anzuführen. Sie zeigen für den Warmblüter wie für den Kaltblüter das gleiche Ergebnis, daß auch hier, wie im peripheren System, der erregte Teil sich negativ gegen einen ruhenden verhält. Bemerkenswert ist eigentlich nur die Tatsache, daß trotz der bei jedem Versuch vorhandenen guten Nebenschließung durch zahlreiche unerregte Bahnen die Aktionsströme verhältnismäßig hohe elektromotorische Kraft auch beim Warmblüter besitzen. Auch ist, wie Gotch und Horsley zeigten, der Demarkationsstrom am Rückenmark sehr beträchtlich und kann z. B. bei der Katze im Mittel 0,032 D, beim Affen 0,022 D betragen. Es steht zu erwarten, daß die Anwendung des Saitengalvanometers gerade hier bei dem relativ kleinen Organwiderstand weitere Aufklärung bringen wird.

4. Epithel- und Drüsenzellen.

An sehr verschiedenen, mit sezernierenden Epithelien bekleideten Flächen lassen sich auch ohne Verletzung und Reizung starke Ströme nachweisen, die im folgenden kurz als Bestandströme bezeichnet werden mögen. Außerdem treten aber bei direkter Reizung sowohl als auch bei Reizung der zugehörigen Nerven elektromotorische Veränderungen des Bestandstromes auf. In Uebereinstimmung mit Biedermann (31) soll im folgenden keine künstliche Trennung zwischen beiden elektromotorischen Vorgängen vorgenommen werden.

Sind auch die Hautströme bereits 1857 von Du Bois-Reymond beobachtet worden, so besteht doch noch heute weder über ihren Verlauf noch über ihre Bedeutung volle Klarheit. Die meisten Versuche sind an dem klassischen Objekt der Froschhaut gemacht worden, an dem ja Du Bois-Reymond zuerst den von der Oberfläche zum Corium verlaufenden Bestandstrom nachwies, und an den den Verdauungstraktus des Frosches auskleidenden Epithelzellen. Obgleich sich auch gerade hier ziemlich komplizierte Verhältnisse und bei einzelnen Forschern widersprechende Beobachtungen ergeben haben, seien doch die genannten Objekte als die am besten untersuchten zunächst der Betrachtung zugrunde gelegt. Nach Du Bois-Reymond wurde von Rosenthal (201) an der Haut des Frosches und am Magen ein einsteigender Bestandstrom beschrieben. Auch hatte er schon die Vermutung ausgesprochen, daß man durch Nervenreizung eine Schwankung des Drüsenstromes erhalten könnte. Die Versuche Valentins 1862 (217 a), an seinem „Hautrollenpräparat“ (er wollte von Längs- und Querschnitt der Haut ableiten) bei Nervenreizung eine negative Schwankung zu erzielen, führten nicht zu konstanten Ergebnissen. Röber hat dann unter Rosenthal 1869 (198) die Nerven der Unterschenkelhaut des Frosches, für deren Präparation er eine besondere Methode ersann, gereizt und dabei bald eine Abnahme, bald eine Zunahme des einsteigenden Bestandstromes konstatiert. Aus seinen Versuchen zog er schon die wichtige, später vielfach wenig beachtete Regel, daß bei hohem Bestandstrom die Nervenreizung zu einer Abnahme führt, bei einem niedrigen Bestandstrom dagegen zu einer Zunahme.

Genauere Messungen des Bestandstromes an der Froschhaut verdanken wir Engelmann (89). Er zeigte, daß regelmäßig durch Benetzung der äußeren Haut mit Wasser die elektromotorische Kraft

steigt, bei 0,6-proz. Kochsalzlösung einen mittleren Wert erreicht und bei einer Konzentration von mehr als 1 Proz. stets eine sehr beträchtliche Abnahme der elektromotorischen Kraft eintritt. Bei mehrfachem Wechsel der Benetzung der äußeren Hautfläche und einer dünnen Kochsalzlösung von 0,4 Proz. zeigten sich beispielsweise folgende, beinahe mit einer rein physikalischen Gesetzmäßigkeit wiederkehrende Werte: Wasser 0,09 D, Kochsalz 0,4 Proz. 0,07 D, Wasser 0,09 D, Kochsalz 0,4 Proz. 0,072 D, Wasser 0,088 D. Bemerkenswert für Ergebnisse späterer Forscher ist die Beobachtung, daß bei älteren Präparaten die Differenzen geringer sind, ja sich sogar bisweilen umkehren. Der höchste Wert, den ENGELMANN bei Benetzung der äußeren Hautoberfläche des Frosches mit Wasser fand, betrug 0,136 D. Man kann also wohl sagen, daß diese Hautströme sehr beträchtlich die elektromotorische Kraft der Muskeln übertreffen.

Schon bei einem einzelnen Induktionsschlag gelingt es, eine Veränderung, und zwar nach ENGELMANN in der Regel eine Abnahme des Drüsenstromes zu erhalten, die 25—30 Proz. des Bestandstromes betragen kann. Entsprechend dem langsamen Verlauf des ganzen Vorganges war es schon ENGELMANN möglich, mit dem Galvanometer den ganzen Verlauf der Schwankung festzulegen. Erst $1/2$—4 Sekunden nach der Nervenreizung beginnt nach ihm die negative Schwankung des Bestandstromes, also des einsteigenden Drüsenstromes, die je nach der Reizstärke nach wenigen Sekunden oder nach 10—20 Sekunden die stärkste Verminderung des Bestandstromes herbeiführt. Nach ca. 40—50 Sekunden ist meist auch bei starker Reizung die alte Einstellung wieder erreicht. Bemerkenswerterweise gibt auch ENGELMANN an, daß man oft, wenigstens bei einem niedrigen Bestandstrom, nachträglich, d. h. nach einem negativen Vorschlag eine positive Schwankung beobachtet. Auf die von ENGELMANN versuchte theoretische Deutung der Hautströme, ihrer Herkunft von den glatten, die Drüsen umgebenden Muskelzellen, braucht nicht mehr eingegangen zu werden, da es sich gezeigt hat, daß andere Drüsen, die frei von glatten Muskelzellen sind, ebenfalls ganz analoge elektrische Ströme hervorbringen. Vgl. z. B. die Angabe BIEDERMANNS, daß die Zungendrüsen des Frosches frei von glatten Muskeln sind, und dasselbe wird von BAYLISS und BRADFORD (18) für die Seitendrüsen von *Salamandra* angegeben.

Im Gegensatz zu den bisherigen Beobachtungen fand HERMANN (145) bei Benutzung des von ihm hergestellten Rückenhautpräparates des Frosches, sowie auch bei Ableitung beider Schenkel und einseitiger Reizung des Nervus ischiadicus eine Zunahme des einsteigenden Bestandstromes. Wie BAYLISS und BRADFORD ausführen, tritt während der Begattungszeit eine Veränderung in der elektromotorischen Wirkung der Hautdrüsen beim Frosch auf. Auch sind ja die Befunde HERMANNS verständlich, wenn es sich um Präparate mit verhältnismäßig niedrigem Bestandstrom gehandelt hat. In Uebereinstimmung damit sieht auch HERMANN einen negativen Vorschlag dann auftreten, wenn der Hautstrom ungewöhnlich stark war. Vgl. hierzu auch BACH und OEHLER (12), die bei starkem Bestandstrom später unter HERMANN einen aussteigenden Sekretionsstrom, also eine Abnahme des Bestandstromes konstatieren konnten.

HERMANN hat versucht, den Bestandstrom auf eine andere Ursache zu beziehen, als den bei der Drüsenreizung auftretenden Strom. Es

gelingt nämlich durch kurze Sublimatbäder (146), den Ruhestrom der Froschhaut zu beseitigen, ohne den Sekretionsstrom, wie er bei Drüsenreizung auftritt, aufzuheben. Er bezieht demnach den Bestandstrom auf Prozesse im Deckepithel. Gegen diese Trennung wendet Biedermann ein, daß es ganz gut denkbar wäre, „daß ungeachtet der kurzen Dauer des Sublimatbades doch Spuren der Substanz bis zu den Drüsenzellen vordrangen und die normale elektromotorische Wirksamkeit im Sinne eines einsteigenden Stromes fast auf 0 herabdrückten, ohne jene vollständig abzutöten“, so daß man bei Nervenreizung noch einen Erfolg erzielen könnte.

Biedermann (31 u. 32) hat die Beobachtungen auf die Zungendrüsen und die Drüsen der Rachen- und Kloakenschleimhaut des Frosches ausgedehnt. Bei der Zunge fand er bei Ableitung vom Mundboden und von der Zungenoberfläche einen von oben einsteigenden Strom, der in der Regel bei Reizung des Nervus glossopharyngeus oder auch hypoglossus eine negative Schwankung darbot. Da in diesem Falle von beiden Zungenflächen abgeleitet wird, so ist die einsteigende Wirkung des Bestandstromes nur dadurch zu erklären, daß die obere Zungenfläche viel drüsenreicher ist, und dadurch ihre elektromotorische Wirkung bei weitem überwiegt. Aehnlich wie bei der äußeren Haut nimmt bei Benetzung durch konzentriertere Lösungen die negative Schwankung immer mehr ab, und bei vorgeschrittener Wasserentziehung kann man, ähnlich wie bei der äußeren Haut, eine rein positive Schwankung beobachten. Hermann und Luchsinger (147) sahen an der Zungenschleimhaut häufig bei der Reizung anfangs eine positive Schwankung des Bestandstromes, die dann in eine negative überging, um endlich wiederum positiv zu werden. Biedermann findet diese Schwankungsform namentlich dann, wenn der Bestandstrom durch Behandlung mit 0,8—1,5-proz. NaCl-Lösung geschwächt oder umgekehrt wurde. An Rachen- und Kloakenschleimhaut ließ sich ebenfalls ein starker einsteigender Bestandstrom nachweisen und in Uebereinstimmung mit der Zunge gibt direkte Reizung bei starkem Ruhestrom eine negative Schwankung, bei schwachem Bestandstrom einen doppelsinnigen Effekt oder gar eine rein positive Schwankung. An der Froschhaut konnte Biedermann die Befunde von Engelmann, negative Schwankung bei hohem einsteigenden Bestandstrom, in der Hauptsache bestätigen.

An der Haut zahlreicher anderer Tiere sind ganz ähnliche Drüsenströme beobachtet worden. Bach und Oehler (12) fanden z. B. bei Kröte, *Triton alpestris* und *Felis* einen einsteigenden Hautstrom, und der Sekretionsstrom war gleich oder auch doppelsinnig. Auch diese Forscher konnten nach Sublimatbädern den Bestandstrom beseitigen und erhielten dann bei der Kröte noch einen einsteigenden Sekretionsstrom auf Nervenreizung hin von „50—70 Skalenteilen“. Mehrfach ist auch die Haut der Fische, da sie frei von zusammengesetzten Drüsen ist, untersucht worden. So findet Hermann (146) an der Fischhaut einen einsteigenden Bestandstrom, betont aber selbst, daß er hier sehr wohl von den einzelligen Drüsen herrühren könne, so daß ein Beweis für seine obengenannte Hypothese sich hieraus nicht ergibt.

Hermann (146) verdanken wir auch einige Messungen der Hautströme bei verschiedenen Kaltblütern. Beim Laubfrosch zeigt der auch hier einsteigend gerichtete Bestandstrom eine elektromotorische Kraft von nur 0,015 Volt, also weniger als beim Frosch.

Der *Proteus anguineus* besaß einen einsteigenden Hautstrom von 0,0112 Volt, der an den Extremitäten etwas mehr, 0,033—0,056 Volt, beträgt. Wird beim *Proteus* nach Kuraresierung das Rückenmark tetanisiert, so kann dann bei Reizung der Strom bisweilen bis auf 0 abnehmen. Beim *Axolotl* mit einem einsteigenden Bestandstrom von 0,005—0,010 D gibt die Reizung ebenfalls eine negative Schwankung mit kleinem positiven Vorschlag. Es sind also diese Ströme nicht wesentlich von denen an der Froschhaut verschieden. Reid und Tolputt (195 u. 196) haben die Ströme an der Aalhaut untersucht. Sie finden an der Aalschnauze bei starkem, einsteigendem Bestandstrom in der Regel eine negative Schwankung. Nur wenn dieser gering und der Reiz schwach ist, kommt auch hier eine positive Schwankung vor. Bei der übrigen äußeren Haut dagegen gibt die Reizung eine positive Schwankung und dieser Unterschied wäre nach den genannten Autoren wohl dadurch bedingt, daß in der Schnauzenhaut in der Hauptsache die Schleimzellen, in der äußeren Haut die keulenförmigen Zellen vertreten wären. Für die Haut der Wirbellosen macht Tschachotin (216) die Angabe, daß nur dort Hautströme zu beobachten sind, wo sich Hautdrüsen vorfinden. Damit wird auch seine Angabe in Uebereinstimmung stehen, daß bei den Vögeln, mit Ausnahme der Umgebung der Bürzeldrüse, die Hautströme fehlen.

Erst in letzter Zeit sind von physikalisch-chemischen Gesichtspunkten aus einige Bedingungen für das Zustandekommen der Hautströme untersucht worden. So hat Galeotti (104 u. 106) die Abhängigkeit der Größe des Hautstromes von den im ableitenden Medium befindlichen Ionen für einige Fälle ermittelt. Bei Benetzung der Froschhaut mit Lösungen von KCl, KBr und JK ist die Froschhaut stromlos. Es wären das diejenigen Salze, für deren Ionen die Froschhaut in beiden Richtungen durchlässig wäre. Dagegen wäre die Froschhaut für Na-Ionen nur von außen nach innen durchgängig, und in Uebereinstimmung hiermit fanden wir ja auch bei Ableitung, z. B. mit physiologischer Kochsalzlösung, einen einsteigenden Hautstrom. Die resultierende Potentialdifferenz würde nach Galeotti nicht von bioelektrischen Eigentümlichkeiten der Froschhaut abhängig sein, sondern würde sich aus der verschiedenen Durchlässigkeit der Haut den verschiedenen Ionen gegenüber ergeben[1]).

Ferner hat Lesser (161) nachgewiesen, daß die elektromotorische Kraft des Ruhestromes der Froschhaut nur in dem Temperaturintervall von 8—14^0 annähernd der absoluten Temperatur proportional zunimmt. Und bei Verwendung einer von Galeotti angegebenen Methode fand er auch nur in einem Intervall von 10—18^0 annähernd eine Proportionalität. Es ist danach also die Zurückführung des Bestandstromes der Haut auf Konzentrationsströme (Bernstein) nicht gut möglich.

Nach einer älteren Angabe von Engelmann (89) würde sogar im Gegensatz zu Lesser der Ruhestrom mit steigender Temperatur abnehmen. Die viel wichtigere Frage, wie sich der durch Nervenreizung ausgelöste elektromotorische Vorgang bei Veränderung der Ableitungsmedien und bei Aenderung der Temperatur darstellt, ist von den genannten Autoren noch nicht untersucht worden.

1) Orbeli (182) hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Versuche Galeottis über die einsinnige Durchlässigkeit der Froschhaut Kochsalzlösungen gegenüber nicht streng beweisend sind. Ferner haben Lesser (161) und Bayliss (20a) gezeigt, daß bei den Galeottischen Versuchen die Stromlosigkeit der Haut bei Einwirkung von K-Salzen als Giftwirkung aufgefaßt werden kann.

Neuerdings hat Orbeli in einer demnächst in der Zeitschrift für Biologie erscheinenden Untersuchung versucht, diese Lücke einigermaßen auszufüllen. Mit seiner gütigen Erlaubnis seien hier wenigstens einige seiner Befunde mitgeteilt. Im September und Oktober 1909 und Anfang März 1910 wurde von ihm mit dem Saitengalvanometer im Gießener Institute der Bestandstrom und der Sekretionsstrom an den verschiedenen bisher verwendeten Froschpräparaten untersucht (Hermannsches Rückenpräparat, Röbersches Unterschenkelpräparat und Hermanns Präparat vom ganzen Frosch, bei dem die Ableitung von beiden unenthäuteten Schenkeln geschehen konnte, deren beide Ischiadici hoch oben freigelegt und durchschnitten sind am sonst intakten, nur leicht kuraresierten Tiere). Als Ableitungslösung dienten NaCl 0,6 Proz., KCl 0,6 Proz. und Aqua dest. Besonderer Wert wurde auf reichliche Erneuerung der Ableitungsflüssigkeit gelegt. So tauchten z. B. bei Ableitung von beiden Beinen diese in Wassergläser, die mit der betreffenden Lösung gefüllt waren und deren Inhalt mehrfach erneuert wurde. Hierauf mag wohl auch der Unterschied beruhen zwischen den Befunden Orbelis einerseits und Engelmanns, Biedermanns andererseits. Orbeli fand, daß bei Ableitung mit destilliertem Wasser und einer Kochsalzlösung, die eine geringere Konzentration besitzt, als dem Grenzgebiet von ca. 0,0004 Proz. NaCl entspricht, öfters ein aussteigender Bestandstrom resultiert. Bei Chlorkaliumlösung ist der Bestandstrom schwach einsteigend, + 2 bis + 25 Millivolt, bei Kochsalzlösungen von 0,005 bis 0,7 Proz. hat der einsteigende Bestandstrom eine elektromotorische Kraft von etwa 20—120 Millivolt. Im letzteren Falle erhält man bei Nervenreizung eine typische negative Schwankung des einsteigenden Bestandstromes, in beiden anderen Fällen (H_2O und KCl) aber tritt ein einsteigender Antwortsstrom auf, also bei aussteigendem Bestandstrom (wie bei Aqua dest.) eine negative Schwankung, oder bei dem schwachen einsteigenden Bestandstrom von KCl (0,6 Proz.) eine positive Schwankung dieses Stromes. Auch die Latenzzeiten zwischen negativer Schwankung und positiver Schwankung sind meist recht merklich verschieden. Mit gütiger Genehmigung von Herrn Dr. Orbeli ist in Fig. 26 eine negative Schwankung, wie sie bei 0,6-proz. Kochsalzableitung erhalten wird, wiedergegeben. In Fig. 27 dagegen ist die Ableitung mit destilliertem Wasser vorgenommen worden, und hier zeigt die ebenfalls sehr kräftige positive Schwankung eine wesentlich längere Latenz (etwa 1,7 Sekunden gegenüber von 1,14 Sekunden bei der negativen Schwankung). Näheres siehe Original. Das eigentümliche Verhalten bei Ableitung mit größeren Mengen destillierten Wassers habe ich Ende Januar nochmals nachgeprüft und bin hierbei, trotz der anderen Jahreszeit, sowohl was den Bestandstrom als die negative Schwankung anlangt, zu dem gleichen Ergebnis gekommen, wie Orbeli. Auch hat Herr Dr. Orbeli im März dieses Jahres, also gerade kurz vor der Begattungszeit der Frösche, in der Hauptsache die gleichen Resultate erzielt.

Ein besonderes Interesse schien das Verhalten der Magenschleimhaut zu gewähren, ist doch hier bei der Salzsäureproduktion ein besonders intensiver chemischer Umsatz anzunehmen. Am Froschmagen zeigt der von Rosenthal 1865 beschriebene einsteigende Strom bei direkter Reizung nach Bohlen (43) eine positive Vorschwankung, die dann in eine negative Schwankung übergeht. In Uebereinstimmung

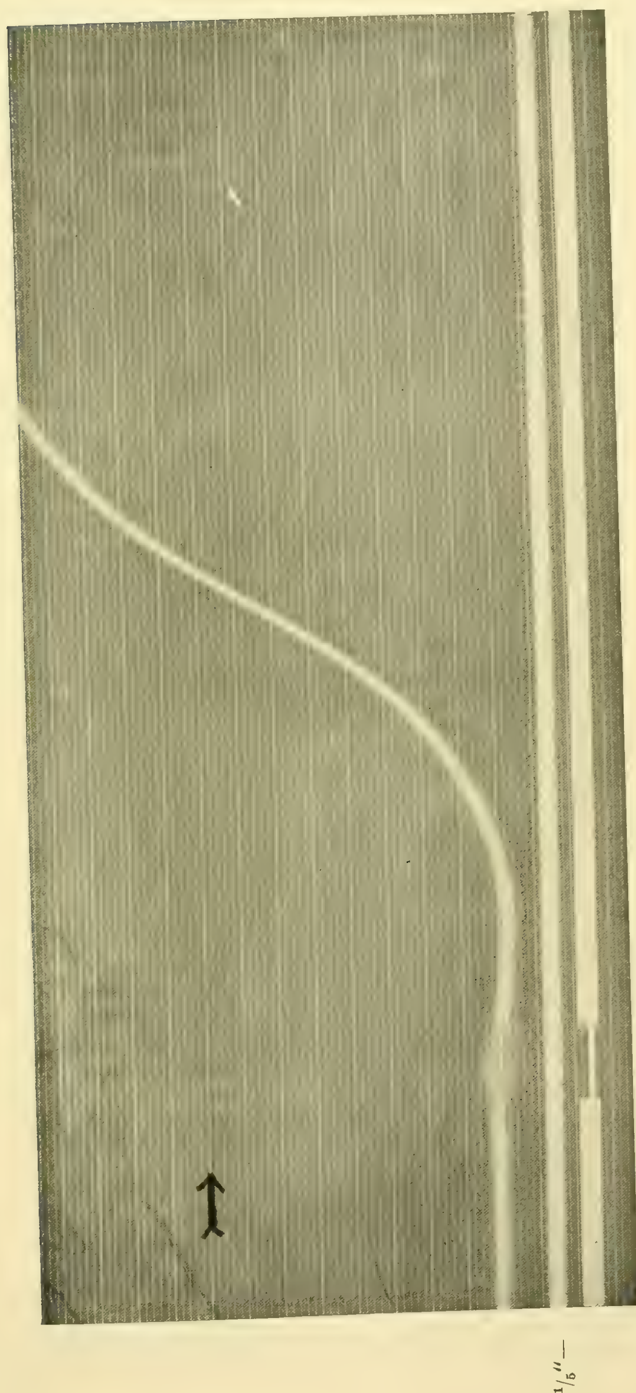


Fig. 26 (No. 6, 15. X.). Versuch von Herrn Dr. ORBELI *Rana esculenta*, kuraresiert, Ableitung von Rückenmuskulatur und rechtem Unterschenkel, der sich in destilliertem Wasser befindet. Reizung des Nerven bei $Ra = 60$ mm. Zeitmarkierung $1/5''$. Einsteigender Antwortsstrom.



Fig. 27 (No. 12, 15. X.). Derselbe Frosch. Ableitung von Rückenmuskulatur und rechtem Unterschenkel, der sich jetzt aber 4^h 20′ in 0,6-proz. NaCl-Lösung befunden hatte. Alles andere wie in Fig. 26. Aussteigender Antwortsstrom.

mit den Beobachtungen der äußeren Haut schien zu stehen, daß die positive Vorschwankung bei Abnahme des einsteigenden Magenstromes wächst, und umgekehrt die negative Schwankung bei höherem Bestandstrom zunimmt. Merkwürdigerweise ergab sich, daß der mit starker Saftproduktion verbundene eigentliche Verdauungsvorgang nicht den einsteigenden Strom verstärkte, sondern eher schwächte. Dagegen wird der einsteigende Strom vermehrt, wenn man die Tiere mit Steinchen oder den scharfkantigen Kriställchen von Bismuthum subnitricum füttert, wobei die ganze Magenoberfläche eine starke Schleimsekretion zeigt. Ein gleicher einsteigender Schleimhautstrom konnte am Magen von Kaninchen und Ratte nachgewiesen werden. Auch bei der Ratte trat während der Verdauung eine Verminderung und bei Fütterung mit mechanisch reizenden Substanzen eine Steigerung des einsteigenden Stromes hervor. Beim Warmblüter führt die Vagusreizung zu einer positiven Schwankung, die sehr bald aber in eine stärkere negative Schwankung des Bestandstromes übergeht. Diese letztere ist aber, wie BOHLEN nachweisen konnte, eine Folge der Herzwirkung des Vagus.

Es ergab sich, daß die negative Schwankung nach Beseitigung der Herzwirkung durch Atropin wegfiel, allerdings ist hierbei wohl eine Drüsenwirkung des Atropins nicht ganz ausgeschlossen gewesen. Jedenfalls läßt sich aber zeigen, daß eine hydrämische Plethora zu einer Zunahme des einsteigenden Schleimhautstromes führt. So war insbesondere durch Kochsalzinfusion die Wasserabsonderung der Magenschleimhaut und damit der einsteigende Schleimhautstrom sehr beträchtlich verstärkt worden.

Während HERMANN und LUCHSINGER (147) an der Submaxillaris bei Ableitung von dem Inhalt der Ausführungsgänge beider Seiten keine elektrische Reaktion auf Chordareizung erhalten hatten, gelang es BAYLISS und BRADFORD (19, 20 u. 50), an der Submaxillaris von Katze und Hund und der Parotis vom Hund einen Bestandstrom und eine Veränderung desselben während der Sekretion nachzuweisen. Leitet man von der Oberfläche und vom Hilus der Drüse ab, so verhält sich bei der Submaxillaris des Hundes die Oberfläche meist negativ gegen den Hilus. Bei der Katze ist dagegen die Oberfläche der Submaxillaris häufiger positiv. Die Schwächung des Bestandstromes durch Atropin und die Einwirkung einer einzigen Nervenreizung auf einen anfangs sehr schwankenden Bestandstrom sprechen dafür, daß derselbe nicht durch Muskelreste bedingt ist, sondern einen wirklichen Drüsenstrom darstellt. Beim Hund ergibt Chordareizung eine Zunahme der Negativität der Außenfläche (hier kurz als negative Schwankung bezeichnet), die aber häufig durch eine zweite Ablenkung unterbrochen wird, die einer Positivität der äußeren Fläche entspricht. Die Latenzzeit der ersten Phase ist relativ kurz und erreicht nach kürzerer Nervenreizung rasch ihr Maximum. Jedenfalls beginnt die elektromotorische Veränderung vor dem Auftreten des Sekretes im Gang. Nach Vergiftung des Tieres mit 5 mg Atropin schwindet zunächst die negative Schwankung, während die zweite Phase jetzt deutlich allein sichtbar bleibt. Schließlich wird auch sie durch Atropin aufgehoben. Bemerkenswert ist ferner, daß positive Schwankung im obigen Sinne auch dann auftritt, wenn die Reizung für die Sekretabsonderung scheinbar unterschwellig war.

Bei Reizung des Sympathicus tritt nach langer Latenz eine außer-

ordentlich langsam verlaufende positive Schwankung auf, die erst nach sehr großen Dosen von Atropin nahezu vollkommen aufgehoben wird.

Das Sekret der Submaxillaris bei der Katze ist bei Chordareizung viel visköser als beim Hunde, und damit scheint nach Bayliss und Bradford auch der Sekretionsstrom eine Veränderung darzubieten. Es ist nach Chordareizung die negative Schwankung sehr gering und die positive Schwankung sehr beträchtlich. Ja einmal wurde sogar nur eine positive Schwankung beobachtet. Hieraus und aus anderen Befunden wird der Schluß gezogen, daß eine rein negative Schwankung einer reichlichen dünnflüssigen Sekretion entspricht, und bei Absonderung von sehr wenigem zähflüssigen Speichel eine positive Schwankung auftritt. Besonders gut stimmt damit die Angabe, daß die Sympathicusreizung der Submaxillaris bei der Katze ein reichlicheres wässerigeres Sekret erzeugt und dieser Vorgang von einer negativen Schwankung begleitet ist. Auch die Parotissekretion beim Hund auf Sympathicusreizung (50) zeigt, wenn ein wirkliches Sekret auftritt, eine negative Schwankung. Dagegen erhält man auch hier nach einer mäßigen Atropindosis eine positive Schwankung. Es wäre danach die Bildung der organischen Bestandteile des Speichels mit einem Prozeß verknüpft, der einen in der Drüse vom Hilus gegen die Oberfläche, also gewissermaßen auch hier einsteigenden elektrischen Strom erzeugte, während der Absonderungsprozeß der Flüssigkeit von einem Strom begleitet wäre, der von der Oberfläche gegen Hilus, also im Sinne der oben besprochenen Hautströme aussteigend verlaufen würde.

Die in der Tiefe der Haut gelegenen Schweißdrüsen sind ebenfalls imstande, bei ihrer Tätigkeit sehr beträchtliche einsteigende Ströme zu erzeugen, wie zuerst von Hermann und Luchsinger (147) an der Katze gefunden wurde. Daß die Ströme hier nicht von der äußeren Epidermis, sondern wirklich von den Schweißdrüsen der Zehenballen stammen, ließ sich nach Hermann (146) dadurch nachweisen, daß Abtragen der Epidermisschichten den Strom nicht aufhob und erst bei tieferem Schnitt, wo Blutung eintritt, der Strom verschwindet. Auch hier ergibt sich ein stets einsteigend gerichteter Bestandstrom, der bei Ischiadicusreizung sehr beträchtlich verstärkt wird. In beistehenden Figg. 28 und 29 gebe ich nach eigenem Versuch am Saitengalvanometer den Stromverlauf wieder, wie man ihn leicht an der kuraresierten Katze bei Ischiadicusreizung der einen Seite und Ableitung von beiden Zehenballen erhält.

In Fig. 28 wurde, wie die Reizmarkierung R_1 R_2 zeigt, der Nervus ischiadicus nur kurze Zeit (etwas über $^1/_5$ Sekunde) mit dem faradischen Strom bei RA 4 cm gereizt. In Fig. 29 ist der Erfolg einer viel längeren Reizung dargestellt (vgl. die Reizmarkierung R_1 R_2). In beiden Fällen tritt ziemlich spät nach Beginn der Reizung (Latenz = 0,8 Sekunden)[1], durch die Hebung der Saitenkurve S kenntlich, die Zunahme des einsteigenden Hautstromes hervor. Er steigt bei der längeren Reizung wesentlich rascher und höher an und bleibt unter langsamen Oszillationen, über deren Konstanz ich bisher noch

1) Wie mir Orbeli mitteilt, ist die kürzeste von ihm beobachtete Latenzzeit der Froschhaut bei Nervenreizung 0,4″ (aussteigende Antwort bei 0,6-proz. NaCl-Ableitung). Bei H_2O-Ableitung dagegen wurde für die Latenzzeit des einsteigenden Stromes für die Temperatur 32—36° 0,8″ angegeben.

nichts aussagen kann, die ich aber mehrfach an dem gleichen Tiere beobachtete, während der ganzen Reizdauer ungefähr auf seinem höheren Wert stehen, um erst langsam nach Beendigung der Reizung abzusinken. Bei der kürzeren Reizung (Fig. 28) ist etwa in 1,6 Sekunden das Maximum erreicht, und es dauert dann 5 Sekunden und mehr, bis der Hautstrom auf seinen früheren niedrigeren Wert zurückgegangen ist.

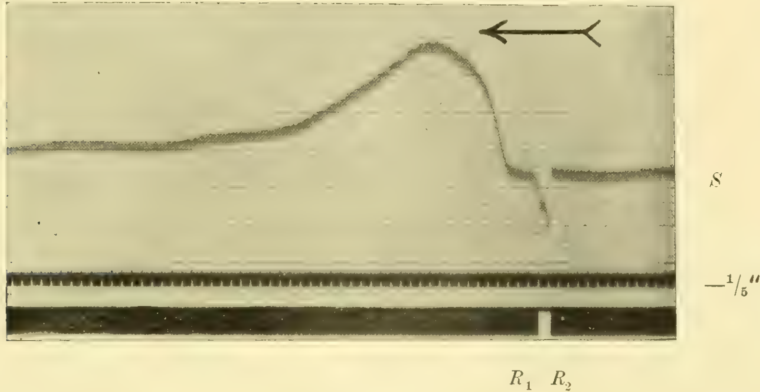


Fig. 28.

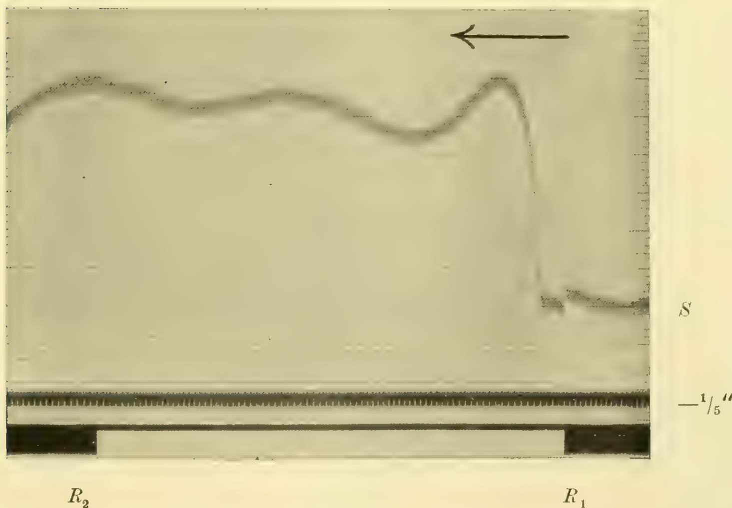


Fig. 29.

Fig. 28 und 29. Zunahme des einsteigenden Stromes der Katzenpfote nach Nervenreizung. In Fig. 28 wurde kurz gereizt R_1 R_2 ca. $^1/_5$'', in Fig. 29 handelte es sich um eine längere Reizung, vgl. R_1 R_2. Die Hebung der Saitenkurve S entspricht einer Zunahme des einsteigenden Hautstromes auf der gereizten Seite. (Eigene Versuche.)

Bemerkenswert ist, daß diese Hautströme bei der Katze noch 50 Minuten post mortem bei Nervenreizung zu erhalten sind, wie Waller (220 u. 221) zeigte. Ja, es sind sogar die elektromotorischen Kräfte noch ziemlich bedeutend, wie aus beistehender Kurve, Fig. 30,

hervorgeht, welche die Hautreaktion nach Waller zeigt, wie er sie 40 Minuten nach dem Tode des Tieres erhielt. Bemerkenswert ist auch die außerordentliche Veränderung der Reaktion durch Temperatureinflüsse. Die beistehenden Kurven (Fig. 31) Wallers veranschau-

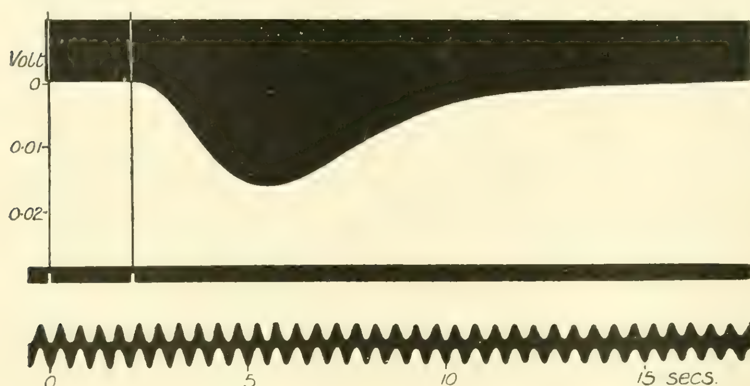


Fig. 30. (Aus Waller, Proceedings of the Royal Soc., Vol. 83 [1904], p. 93.)

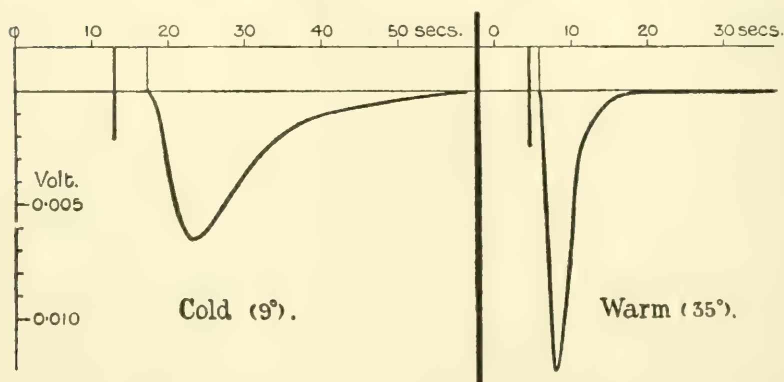


Fig. 31. (Aus Waller, Proceedings of the Royal Soc., Vol. 73 [1904], p. 98.)

lichen die Zunahme des einsteigenden Stromes (bei Erhöhung der Pfotentemperatur von 9° auf 35°). Es ändern sich hierbei Latenzzeit, Schwankungsdauer und, wenn man von Widerstandsänderungen absieht, die elektromotorische Kraft, wie beistehende Tabelle zeigt.

Verlauf der positiven Schwankung des einsteigenden Drüsenstromes bei der Katze nach Einzelreiz

	9°	35°
Latenzzeit	4 Sekunden	1,5 Sekunden
Dauer der Antwort	30 „	10,0 „
Höchste Spannung	0,0065 Volt	0,0122 Volt

Die Sekretionsströme der Schweißdrüsen an der menschlichen Haut sind zuerst von Du Bois-Reymond gesehen worden, doch hatte er sie als Aktionsströme der willkürlich innervierten Muskulatur angesehen. Erst die obengenannten Versuche Hermanns und Luchsingers über die Schweißsekretion an der Katzenpfote haben es in hohem

Maße wahrscheinlich gemacht, daß die Ströme auch in jenem Falle durch vermehrte Sekretion der Schweißdrüsen bedingt waren.

Andererseits kann man nach Waller (222 u. 223) bei direkter Reizung mit einem Induktionsschlag einen aussteigenden elektrischen Strom erhalten, von Waller als Flammstrom bezeichnet. Die gleiche Reaktion gibt die Katzenpfote nach längerem Liegen, während zunächst, wie bei der indirekten Reizung (222), eine einsteigende Reaktion auftritt.

Da die Sekretion der Schweißdrüsen durch die verschiedensten Hautreize und psychischen Erregungsvorgänge ausgelöst werden kann, hat man in verschiedener Weise versucht, das Auftreten der Sekretionsströme, der durch das Sekret an dem die Haut berührenden Metall auftretenden elektromotorischen Kraft und der durch die verschieden innige Berührung bedingten Widerstandsänderungen als Kennzeichen für derartige Erregungsvorgänge zu benutzen. Vgl. die Untersuchungen von Tarchanoff (215), Sommer (212), Fürstenau (211) und Knauer (155).

5. Die elektrischen Erscheinungen am Auge.

Seit von Du Bois-Reymond 1849 (38) am Fischauge festgestellt worden war, daß die Netzhaut eine elektromotorische Wirksamkeit besitzt, und von Holmgren 1866 (153 u. 154), sowie von Dewar und Mc Kendrik (79) unabhängig davon 1873 der noch viel wesentlichere Nachweis erbracht worden war, daß bei Lichteinfall Schwankungen dieses Bulbusstromes auftreten, sind von zahlreichen Forschern an den Augen der verschiedensten Tierarten Untersuchungen über diese photoelektrische Reaktion des Auges gemacht worden. Es liegen hier im Vergleich zur Untersuchung der elektrischen Erscheinungen an Muskel, Nerv und Drüse verhältnismäßig viel Versuche vor, Unterschiede im Stromverlauf bei den verschiedensten Tiergattungen festzustellen. Es hängt dies wohl damit zusammen, daß wir in der Funktionsweise der Netzhaut bei Tag- und Nachttieren wesentliche Unterschiede anzunehmen haben und es lag nahe, wenn die elektrische Reaktion etwas mit den Umsetzungsvorgängen des Lichtes in Nervenerregung zu tun hat, ähnliche Unterschiede, wie sie für die Lichtempfindlichkeit bekannt sind, für die elektrischen Vorgänge anzunehmen.

Es würde zu weit führen und auch nicht im Interesse dieses Handbuches liegen, alle die älteren Untersuchungen von Holmgren, Dewar und Kendrik, Kühne und Steiner (159), Waller (223 u. 224) und Piper (189, 189a) hier anzuführen. Es kann das hier um so eher unterlassen werden, als von v. Brücke und dem Verf. (54) an leicht zugänglicher Stelle die Befunde sämtlicher früherer Autoren in Kurvenform übersichtlich zusammengestellt wurden. Im folgenden soll kurz nur unsere gegenwärtige Kenntnis über den Stromverlauf bei den verschiedenen Tierarten wiedergegeben werden. Ich werde hierbei unsere damals erhaltenen Resultate und die hiervon im Handbuch von Gräfe-Sämisch (113) von mir gegebene Darstellung teilweise wörtlich anführen.

Die elektrischen Erscheinungen sind am häufigsten am Froschauge untersucht, und es mag deshalb zunächst auch bei diesem Objekt der Bestandstrom und die Veränderungen desselben bei Lichteinfall beschrieben werden.

Leitet man am isolierten Bulbus von Cornea und hinterem Augenpol ab, so erhält man regelmäßig einen im Auge vom hinteren Pol gegen die Cornea gerichteten Strom, der also im äußeren Kreis von der Cornea nach dem hinteren Augenpol verläuft. Da der Strom an der isolierten Netzhaut in gleicher Weise von der Stäbchenschicht gegen die Nervenfaserschicht verläuft, und noch aus anderen Gründen (vgl. (Garten, 113, p. 234) ist dieser Strom auf die Netzhautelemente selbst zu beziehen, wobei allerdings noch unentschieden bleibt, von welchem Teil der Netzhaut die elektromotorische Wirkung ausgeht. Diesen Strom, den man am besten als Bestandstrom bezeichnet, hat man bei allen daraufhin untersuchten Wirbeltierarten nachweisen können, und bei den Augen Wirbelloser, dem Auge der Cephalopoden, gelang es Piper und Beck (189 u. 22), einen gerade entgegengesetzt gerichteten, von der Cornea aus im Auge nach der Retina verlaufenden Strom nachzuweisen. Da gerade hier die Stäbchenschicht gegen den Glaskörper zu gerichtet ist, so würde dieser umgekehrte Bestandstrom sehr gut als Argument für die Anschauung Verwendung finden können, daß der Bestandstrom durch chemische Prozesse in der Stäbchenschicht hervorgebracht wird. Auch schon von Dewar und Mc Kendrik (78) war bei den Facettenaugen von *Cancer pagurus* und *Homarus vulgaris* ein entsprechender, von den Cornealfacetten aus in die Rhabdome einsteigender Strom nachgewiesen worden. Die Richtung dieses Bestandstromes hat sich bei allen daraufhin untersuchten Wirbeltieren bis zum Affen herauf als durchaus gleichartig erwiesen und braucht daher hier nicht näher besprochen zu werden. Wirklich vergleichbare Angaben über elektromotorische Kraft bezw. Intensität dieser Ströme sind aus naheliegenden Gründen nicht zu machen, da ja je nach Dimension des Auges die Nebenschließung durch die verschiedenen Gewebselemente in unkontrollierbarer Weise wechselt.

Die Veränderung dieses Bestandstromes auf Lichteinfall würde zunächst für das Froschauge folgenden Verlauf zeigen, wie er sich auf Grund unserer neueren Versuche am Saitengalvanometer ergeben hat. Kurz nach der Belichtung tritt eine negative Schwankung des normal gerichteten Bestandstromes ein (negative Vorschwankung), die bald in eine kräftige positive Schwankung (positive Eintrittsschwankung) übergeht. Während länger anhaltender Belichtung geht diese Zunahme des Bestandstromes bald mehr, bald weniger zurück. Nach diesem Rückgang, also nach Ablauf der Eintrittswirkung, steigt der Strom entweder von neuem wieder an (sekundäre Erhebung), oder er hält sich auf ungefähr gleicher Stärke während der ganzen Dauer der Belichtung, so daß er also nicht bis zum Wert des Bestandstromes herabsinkt (Dauerwirkung).

Nach der Verdunkelung erfolgt rasch eine erneute Zunahme des Stromes, nach der er mit verschiedener Geschwindigkeit wieder zu seinem Ruhewert zurückkehrt (Verdunkelungsschwankung). Es mag hier genügen, diese beiden Schwankungsformen durch eine schematische Figur, und um einen Ueberblick zu ermöglichen, mit einer gewissen Entstellung des zeitlichen Verlaufes wiederzugeben. Die kleine negative Vorschwankung z. B. vollzieht sich gegenüber den anderen Teilen der photoelektrischen Reaktion so schnell, daß auf der für die Wiedergabe des übrigen Stromverlaufes geeignet langsam bewegten Schreibfläche die negative Vorschwankung gar nicht hervortritt. Die in der Fig. 32 angedeuteten Unterschiede im Kurven-

verlauf, in dem einen Falle (obere Kurve) während der Dauerbelichtung ein langsames Zurückgehen des Bestandstromes, im anderen Falle (untere Kurve) ein langsames Ansteigen, das sehr wohl sogar den Moment der Verdunkelung überdauern kann, ist nach den Versuchen am ausgeschnittenen Bulbus von dem vorherigen Zustand des Auges abhängig. Bei Salamander und Frosch konnten v. Brücke

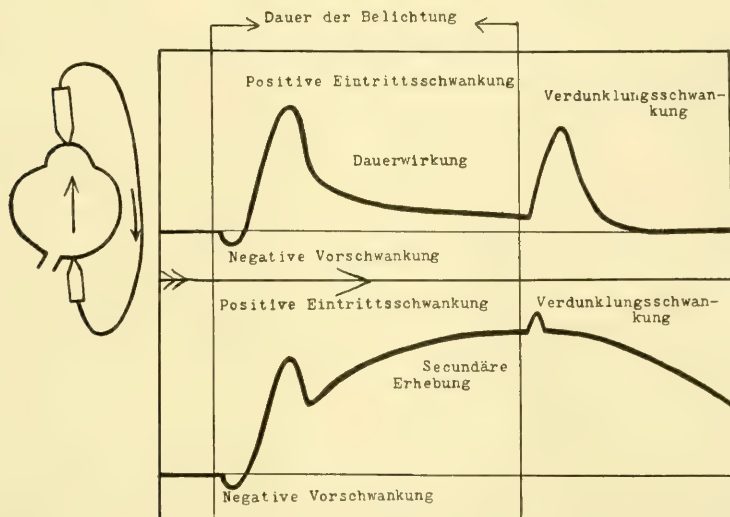


Fig. 32.

und ich nachweisen, daß eine starke sekundäre Erhebung einem vor dem Versuch länger dunkel adaptierten Auge entspricht. Unter 18 Versuchen an „Hellfröschen" wären wir nur dreimal nicht imstande gewesen, aus dem Kurvenverlauf die richtige Diagnose auf den Adaptationszustand zu machen. Daß große Unterschiede in der photoelektrischen Reaktion je nach Adaptation vorhanden sein mußten, war bereits aus den älteren Untersuchungen, beispielsweise von Kühne und Steiner, zu ersehen. Nur konnte infolge der unvollkommeneren Methodik der zeitliche Verlauf der Stromschwankung noch nicht in der oben beschriebenen Weise zergliedert werden.

In allerletzter Zeit haben Einthoven und Jolly (87) durch sehr weitgehende Veränderungen des Adaptationszustandes und der Intensität gewisse Abweichungen in dem soeben geschilderten und für mittlere Intensitäten auch gültigen Stromverlauf feststellen können. Ein sehr gut helladaptiertes Froschauge, das vor der zur Beobachtung der photoelektrischen Schwankung dienenden Belichtung nur sehr kurze Zeit verdunkelt war, gibt bei Belichtung eine rein negative, bei der Verdunkelung eine rein positive Schwankung. Zur Erklärung dieser Erscheinung nehmen die Forscher an, daß sich im vorliegenden Falle der stromerzeugende Vorgang an eine bestimmte Substanz knüpft, die der Kürze halber als erste Substanz bezeichnet wird.

Belichteten sie ein Dunkelauge für kurze Zeit mit schwachem Licht, so erfolgte eine wesentlich langsamere und zwar positive Schwankung des Bestandstromes bei der Belichtung, während nach der Verdunkelung eine langsame Abnahme erfolgt. Diese Reaktion beziehen Einthoven und Jolly auf „eine zweite Substanz" oder einen zweiten anders verlaufenden Prozeß. Endlich läßt sich unter

zwei Bedingungen noch eine dritte Reaktion auslösen, die in gleicher Richtung verläuft wie die soeben beschriebene, aber sich viel langsamer vollzieht und dadurch von der eben genannten trennen läßt. Man erhält sie nach EINTHOVEN und JOLLY einmal am Dunkelauge bei kurzer Belichtung mit sehr schwachem Licht und zweitens bei einem länger helladaptierten Auge.

Da bei der Frage nach Gleichartigkeit oder Ungleichartigkeit der photoelektrischen Reaktionen bei den verschiedenen Tierarten kaum jene von EINTHOVEN getroffenen Bedingungen innegehalten worden sind, soll nicht weiter auf diese für eine Erklärung der Netzhautströme gewiß sehr interessanten Versuche eingegangen werden.

Die oben zur besseren Uebersicht einzeln angeführten Teile der photoelektrischen Schwankung treten nach unseren Versuchen bei den Augen von Wirbeltieren der verschiedensten Klassen unter günstigen Umständen auf, und man muß wohl zugeben, daß die Unterschiede im Reaktionsverlauf mehr und mehr zusammenschrumpfen, je schonender man das bei allen Tierklassen gegen alle Eingriffe außerordentlich empfindliche Sehorgan behandelt. Insbesondere ist es dank der großen Empfindlichkeit des EINTHOVENschen Saitengalvanometers nicht mehr erforderlich, um hinreichende Stromwirkungen zu erzielen, größere Teile der hinteren Bulbusfläche freizulegen und schon dadurch das Auge zu schädigen.

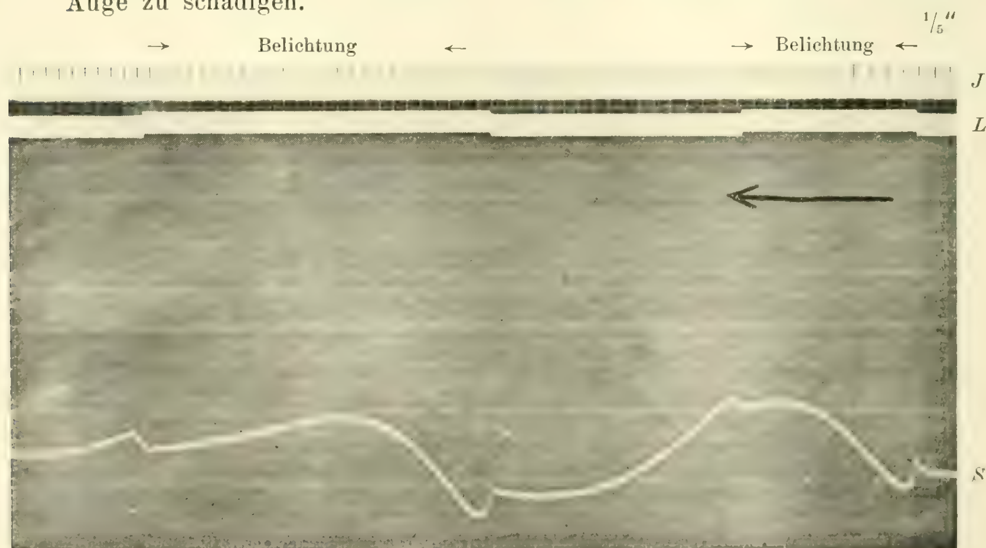


Fig. 33. Aus V. BRÜCKE-GARTEN, Zur vergleichenden Physiologie der Netzhautströme. PFLÜGERS Archiv, Bd. 120, 1907.

Beistehende Fig. 33 zeigt den Kurvenverlauf bei dem im Bau der Netzhaut dem menschlichen Auge schon sehr nahestehenden Auge des Affen. Die Kurve läßt deutlich eine positive Eintrittsschwankung, eine Dauerwirkung und eine Verdunkelungsschwankung erkennen. Der einzige Unterschied gegenüber der typischen Kurve des Froschauges besteht in der Senkung unter die Nullinie nach Ablauf der positiven Eintrittsschwankung. Doch ist dabei zu bedenken, daß bei leichten Schädigungen auch beim Froschauge eine solche Senkung

unter die Nullinie auftreten kann. An der beschriebenen Kurve ist zwar die negative Eintrittsschwankung infolge der zu langsamen Plattenbewegung nicht zu erkennen, doch läßt sich bei schnellem Gang (eine Stimmgabelschwingung entspricht hier 10,1 σ), wie in beistehender Fig. 34, auch die negative Vorschwankung am Affenauge nachweisen. Sie erscheint uns deshalb von besonderer Wichtigkeit, weil dadurch für stärkere Reizung die Latenzzeit so weit herabgeht, daß man sich eher für berechtigt halten kann, die photoelektrische Reaktion mit dem Erregungsvorgang in der Netzhaut durch Licht in Beziehung zu setzen. In beistehender Tabelle sind die Tiere angeführt, an deren Augen die Beobachtung der negativen Vorschwankung möglich war und die Latenzzeiten, die sich bei stärkerer Reizung ergaben.

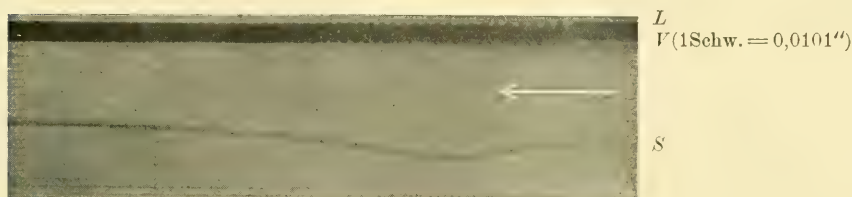


Fig. 34. (Aus V. BRÜCKE-GARTEN, Zur vergleichenden Physiologie der Netzhautströme. PFLÜGERS Archiv, Bd. 120, 1907.)

Tierart	Vergleich der Latenzzeiten	
	Latenz der negativen Vorschwankung	Latenz der positiven Eintrittsschwankung
Bley (*Abramis brama*)	74 σ	128 σ
	75 σ	132 σ
Salamander	—	162 σ
	—	265 σ
Frosch	—	121 σ (Kette von Bulbis am Kapillarelektrometer)
	—	244 σ
	83 σ (nach Momentbelichtung)	108 σ (am großen Saitengalvanometer beobachtet)
	78 σ	111 σ Dsgl.
	99 σ	—
Schildkröte	Vorschwankung bei Kurve mit langsamem Gang beobachtet	127 σ
Eule	31 σ	55 σ
		101 σ
		244 σ (Belichtung durch rotes Glas)
Katze	11 σ (Dauer der negativen Vorschwankung 13—22 σ)	25 σ
	38 σ	61 σ
Affe	78 σ	182 σ
	66 σ	232 σ
Hummer	—	24 σ

Einthoven und Jolly haben bei einer viel weiter gehenden Veränderung der Lichtintensität die Latenzzeit der photoelektrischen Reaktion bestimmt und finden, daß ähnlich, wie die Latenzzeit für die Lichtperzeption im menschlichen Auge, jene zwischen 0,01" und 2" schwanken kann.

Um zu zeigen, wie übereinstimmend der Stromverlauf bei den verschiedenen Tierarten sein kann, ist in Fig. 35 noch eine Kurve

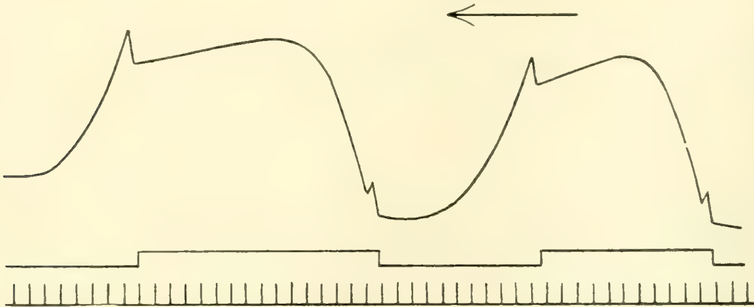


Fig. 35. Photoelektrische Reaktion des Eulenauges. Zeitmarken = Sekunden. Reizmarkierer während der Belichtungsdauer oben. Natürl. Größe der Originalkurve. Aus v. Brücke-Garten, Zur vergleichenden Physiologie der Netzhautströme. Pflügers Archiv, Bd. 120, 1907.

vom Eulenauge abgebildet. Da die Zeitmarken Sekunden entsprechen, kann man eine negative Vorschwankung hier nicht erkennen, doch wurde sie von uns auch hier bei einem ganz frischen Bulbus, wenn auch in sehr geringem Ausmaß, festgestellt. Andererseits bestehen recht beträchtliche quantitative Differenzen zwischen der elektrischen Reaktion der Augen von Tag- und von Nachtvögeln. Die Empfindlichkeitssteigerung der Netzhaut nach Lichtabschluß, beurteilt nach der elektrischen Reaktion, konnte, wie Piper (189a) gefunden hat, bei den Nachtvögeln um das 100-fache ansteigen, während bei den „Zapfennetzhäuten der Tagvögel" nur eine minimale Empfindlich-

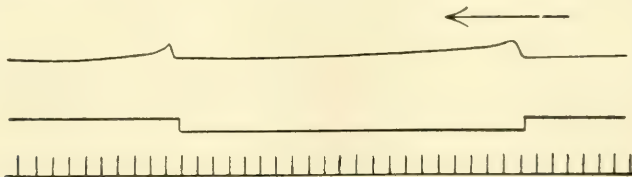


Fig. 36. Photoelektrische Reaktion des enukleierten Schildkrötenbulbus. Zeitmarkeu = Sekunden. Natürl. Größe der Originalkurve. Aus v. Brücke-Garten, Zur vergleichenden Physiologie der Netzhautströme. Pflügers Archiv, Bd. 120, 1907.

keitssteigerung zu erkennen war. Auch die Maxima der Reizwerte für spektrale Lichter lagen, und zwar unabhängig von der Adaptation, bei den Tagvögeln bei 600 $\mu\mu$, bei den Nachtvögeln bei 535 $\mu\mu$.

Besonderes Interesse bietet die Feststellung der photoelektrischen Reaktion bei einer reinen Zapfennetzhaut, wie z. B. von *Emys europaea*. Hier erhielten wir (vgl. beistehende Fig. 36) eine positive Eintritts-

und Verdunkelungsschwankung, und während der Belichtung kehrte der Strom entweder bis zu seinem Ruhewerte zurück, oder er sank zuweilen auch unter diesen herab, um erst nach der Verdunkelung entsprechend anzuwachsen. Es verhält sich also diese rein zapfenhaltige Netzhaut in ihrer photoelektrischen Reaktion ähnlich wie das helladaptierte Froschauge. Uebrigens wurde an einem Bulbus von *Emys europaea* auch eine kurze negative Vorschwankung gesehen.

Bei der großen Uebereinstimmung, die nach obigen Beispielen unter den Netzhautströmen verschiedener Vertreter der Wirbeltierklassen besteht — wir haben uns der Kürze halber hier nur mit einigen wenigen Beispielen begnügt — war es uns interessant, unter gleichen Versuchsbedingungen die Reaktion eines Avertebratenauges zu beobachten. Als solches benutzten wir das Auge des Hummers, an dem bereits DEWAR und MC KENDRIK festgestellt hatten, daß der Strom im Auge von der Cornea gegen die Retinulae verlaufe. Diese, funktionell den Stäbchen gleichzustellenden Gebilde kehren bekanntlich ihr freies Ende der Cornea zu. Zwischen der Richtung des Bulbusstromes im Vertebraten- und im Arthropodenauge besteht also insofern eine Analogie, als bei beiden Augenformen sich das freie

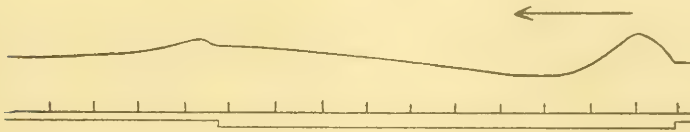


Fig. 37. Photoelektrische Reaktion des in situ belassenen Hummerbulbus. Die Zeitmarken fehlen auf der Originalkurve und sind nach Messungen an analogen Kurven in die Figur eingezeichnet. Sie entsprechen $^1/_5$-Sekunden. Natürl. Größe der Originalkurve. Aus BRÜCKE-GARTEN, Zur vergleichenden Physiologie der Netzhautströme. PFLÜGERS Archiv, Bd. 120, 1907.

Ende der lichtperzipierenden Elemente im äußeren Kreise negativ gegen seine mit dem Opticus in Verbindung stehende Basis verhält. Bei Belichtung zeigt nun dieses Auge ganz wie das Vertebratenauge (vgl. beistehende Fig. 37) eine positive Eintritts- und Verdunkelungsschwankung. Auch eine Dauerwirkung, wie sie bei fast allen Wirbeltieraugen vorhanden war, ist hier angedeutet. Nach diesen wenigen Beobachtungen scheint also auch zwischen der photoelektrischen Reaktion des Hummerauges und der des Vertebratenauges kein wesentlicher Unterschied zu bestehen.

Am Cephalopodenauge haben BECK und PIPER (22 u. 189) die Aktionsströme und den Bestandstrom untersucht. Bei den Beobachtungen am Spiegelgalvanometer stellte PIPER eine rein positive Schwankung während der Belichtungsdauer fest. Da auch hier, wie beim Arthropodenauge, die Netzhautschichten eine umgekehrte Lagerung besitzen, im Vergleich zum Auge der Wirbeltiere, so konnte der von PIPER von Cornea gegen Netzhaut verlaufende Bestandstrom mit dem elektromotorischen Verhalten der Wirbeltiernetzhaut in Uebereinstimmung gebracht werden, wie PIPER auch mit Recht hervorhebt. Positive oder negative Nachschwankungen wurden hier nie gesehen, doch ist es ja sehr wohl möglich, daß hier auch erst durch das Saitengalvanometer weitere Einzelheiten im Stromverlauf sich feststellen

lassen werden. Auf Grund der photoelektrischen Reaktion (Galvanometerbeobachtungen) wurde von Piper der Reizwert der Strahlungen des Nernstlichtspektrums bestimmt. Es ergab sich, daß das Maximum hier etwa bei 500 $\mu\mu$ Wellenlänge lag, was Piper mit der besseren Ausnützung des vorwiegend blaugrünen Lichtes in den Meerestiefen in Zusammenhang bringt.

An welchen Prozeß im Auge die photoelektrischen Reaktionen geknüpft sind, ist bisher noch nicht entschieden. Die Beobachtungen Kreidls (157) an den Augen von Embryonen bezw. neugeborenen Tieren weisen darauf hin, daß die photoelektrischen Ströme mit den Außengliedern des Sehepithels in Beziehung stehen. Erst wenn die Außenglieder angelegt sind, treten die elektrischen Reaktionen auf Licht ein [1]). Es wäre aber falsch, hieraus zu schließen, daß der Sitz der elektromotorischen Kräfte in die Außenglieder verlegt werden müßte. Es bleibt die Möglichkeit offen, daß die photoelektrischen Ströme in anderen Schichten der Netzhaut entstehen, aber nur hervorgerufen werden können durch den Erregungsvorgang, der erst nach vollständiger Ausbildung des Sehepithels durch Licht auslösbar ist.

Die Tatsache, daß dauernd im Auge ein nach außen ableitbarer Strom besteht, was ja bekanntlich weder am intakten Muskel noch Nerven der Fall ist, führte mich zu folgendem Vergleich (113). Wie die zahlreichen Einsenkungen der äußeren Haut, die wir als Hautdrüsen bezeichnen, stets, auch im sogenannten Ruhezustand einen einsteigenden Strom liefern, so wäre auch bei der Netzhaut das Neuroepithel im Grunde nur als ein Stück freier Oberfläche des Ektoderms anzusehen, das normalerweise ebenfalls einen einsteigenden Strom lieferte [2]). Wie Biedermann z. B. betont, kann man auch bei den Drüsenströmen zwischen dem Ruhestrom und den bei Tätigkeit auftretenden Strömen keine fundamentalen Scheidungen treffen, sondern man könnte nur eine gradweise Differenz annehmen. Man könnte die Analogie zwischen Netzhaut- und Drüsenstrom noch weiter führen, gelingt es doch z. B. nach Gotch, durch Abkühlen den Bestandstrom der Netzhaut umzukehren. Und andererseits wird beobachtet, daß die Abkühlung des Oberflächenepithels der Zungenschleimhaut das Hervortreten einer gegensinnigen elektromotorischen Kraft zur Folge hat. Auch mechanische Einflüsse haben auf die Netzhaut und die äußere Haut die gleichen elektromotorischen Wirkungen. Jedenfalls verdient die Vermutung, daß die elektrischen Ströme im Sehepithel ein Ausdruck der sekretorischen Funktion sind, die hier in der Aufgabe der Erzeugung lichtempfindlicher Stoffe liegt, meines Erachtens eine nähere Prüfung.

6. Die elektrischen Erscheinungen an den elektrischen Organen der Zitterfische.

Die erstaunliche, in der Natur einzig dastehende Entwicklung elektromotorischer Kräfte von vielen, bei gewissen Tierarten mehreren

1) Kühne hatte früher den Versuch gemacht, an der isolierten Froschnetzhaut die Außenglieder mechanisch zu entfernen und dann die elektrische Reaktion zu prüfen. Doch sind diese Versuche nicht voll beweisend, da es wohl kaum gelingen dürfte, sämtliche Stäbchenaußenglieder aber insbesondere nicht die bei kontrahierten Zapfen tief stehenden Zapfenaußenglieder zu entfernen.

2) Das Pigmentepithel, das ja bei der Sehpurpurproduktion in Betracht kommt, spielt bei den elektromotorischen Vorgängen in der Netzhaut keine wesentliche Rolle.

Hunderten Volt, wie wir sie bei den elektrischen Fischen finden, ist gegenwärtig nicht mehr so rätselhaft, oder vielleicht besser gesagt, ist ebenso rätselhaft, wie die Entwicklung der schwachen elektromotorischen Kräfte beim Muskel, Nerven oder Drüsenzelle, auf die wir mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit die elektrischen Organe zurückführen können. Wie weiter unten gezeigt wird, reichen tatsächlich die schwachen elektromotorischen Kräfte, die Muskel, Nerv oder Drüse erzeugt, aus, den Fischschlag hervorzubringen, wenn man diese nur in gleicher Weise, wie es bei den Elementen des elektrischen Organes der Fall ist, hintereinander schalten würde. Trotzdem wird es notwendig sein, die elektrischen Erscheinungen bei den einzelnen Fischarten genauer zu verfolgen, da sie sich, entsprechend der spezifischen Differenzierung, auch in ihrem elektrischen Verhalten wesentlich von ihren Mutterorganen unterscheiden. Da der Schlagverlauf, soweit wenigstens bisher untersucht wurde, bei den verschiedenen Fischarten sehr ähnlich ist, so empfiehlt es sich, zunächst an dem am genauesten untersuchten Zitterrochen die Erscheinungen darzustellen und dann kurz bei den übrigen auf die wesentlichsten Unterschiede hinzuweisen.

Ob außer den Zitterfischen noch anderen Tierarten die Fähigkeit innewohnt, höhere elektromotorische Kräfte, die zur Reizung oder Tötung anderer Tiere dienen könnten, hervorzubringen, erscheint sehr zweifelhaft. Im allgemeinen wird eine Wirkung von Tier auf Tier nur dann erfolgen können, wenn beide durch ein gut leitendes Medium verbunden sind bezw. sich beide in Fluß- oder besonders Seewasser befinden. Einen derartigen Hinweis von elektromotorischer Wirksamkeit bei einer Schneckenart verdanke ich Herrn Prof. Simroth. Nach Mitteilung von Boettger (34) hat Hans Leder in Kutais an einer *Daudebardia,* einer in Kleinasien lebenden Pulmonate, Erscheinungen beobachtet, die man auf Elektrizitätsproduktion zurückführen könnte. Leder schreibt: „Nimmt man das Tier in die Hand und schließt dieselbe, ohne zu drücken, so fühlt es sich natürlich schon durch die Handwärme sehr unbehaglich und sucht sich aus dieser Lage zu befreien. Es streckt sich ein wenig aus und zieht sich dann wieder ruckweise, wobei die Zeitintervalle aber außerordentlich klein, eben noch fühlbar sind, zusammen, wobei man ein eigentümliches Gefühl empfindet, das ich am liebsten — und es ist dies wohl auch das Wahrscheinlichste — auf elektrische Eigenschaften des kleinen Tieres zurückführen möchte. Die kleinen Schläge gehen scheinbar von der ganzen Oberfläche der Schnecke aus und sind doch noch stark genug, daß ich glaube, ein Vogel, der dieselbe zwischen dem Schnabel hielte, ließe dieselbe unverweilt fallen.“ Plate (191) konnte bei *Daudebardia rufa* nichts von den elektrischen Schlägen, wie sie scheinbar die *Daudebardia Lederi* in Kleinasien hervorbringen konnte, wahrnehmen. Jedenfalls wäre es von hohem Interesse, wenn sich wirklich bei einer ganz anderen Tierart, die sich auch in feuchter Umgebung aufhält, ein besonderes elektrisches Organ entwickelt hätte. Hat doch bekanntlich seinerzeit Darwin in der einzig dastehenden Entwicklung der elektrischen Organe bei den Fischen eine Hauptschwierigkeit für seine Theorie gesehen. In gewissem Sinne ist diese Schwierigkeit durch die Untersuchung Babuchins (4—10) und Engelmanns (90) beseitigt. Es gelang diesen Forschern, nachzuweisen, daß das elektrische Organ der meisten Zitterfische aus embryonalen oder bereits ausgebildeten

Muskelzellen hervorgegangen ist, meist unter Verlust der vielfach schon sichtbaren Querstreifung und unter mächtiger Entwicklung der motorischen Nervenendplatten. Nur beim Zitterwels vermutet man, daß die elektrische Platte sich aus Drüsenzellen (Kolbenzellen) der Haut mit dem zu ihr führenden Nerven entwickelt hat (Fritsch, 100).

Nach der Stärke der Wirkung geordnet würde als kräftigstes Tier der Zitteraal (*Gymnotus electricus*) an erster Stelle kommen (Vorkommen Flüsse Südamerikas), dann *Torpedo occidentalis* (Atlantischer Ozean), in dritter Linie käme der Zitterwels (*Malopterurus electricus*) (Flüsse Nordafrikas). Etwas schwächer wirken die Entladungen der in europäischen Meeren, besonders Mittelmeer, vorkommenden Zitterrochen (*Torpedo marmorata* und *ocellata*). Die schwächsten Wirkungen endlich entfalten die Schwanzorgane der verschiedenen Rochenarten (*Raja* der europäischen Meere) und die verschiedenen *Mormyrus*-Arten (Süßwasserfische des Niles). Bei *Raja* und *Mormyrus* hatte man früher sogenannte pseudoelektrische Organe angenommen, ehe es auch hier gelang, die nur wenige Daniell betragende elektromotorische Kraft der Organe dieser schwach elektrischen Fische nachzuweisen.

Endlich käme nach einer Andeutung von Sachs (202) möglicherweise als schwach elektrischer Fisch eine andere *Gymnotus*-Art, *Gymnotus sternopygus virescens,* in Betracht[1]).

Bei den stark elektrischen Fischen findet ein verhältnismäßig großer Teil des Körpers für die Elektrizitätsproduktion Verwendung. Nach Du Bois-Reymond (vgl. Sachs, 202) ist das Verhältnis Organgewicht: Körpergewicht beim Zitteraal, dem stärksten der elektrischen Fische, gleich 1 : 2,66; bei *Torpedo marmorata* = 1 : 3,46; bei *Malopterurus* = 1 : 3,55 und bei *Torpedo ocellata* = 1 : 3,96. Bei den schwach-elektrischen Fischen ist offensichtlich der Quotient noch wesentlich kleiner.

Die Schlagrichtung bei den Zitterfischen.

Außer beim Wels besteht bei allen elektrischen Fischen das Organ aus einer Summe von nebeneinander liegender Säulen, die wieder in

1) Herr Geheimrat Spengel hatte die Güte, mich auf eine neuerdings in Amerika aufgefundene höchst eigenartige Form von elektrischen Fischen hinzuweisen. Von den beiden ersten Veröffentlichungen Dahlgren, U., A new type of electric organ in an American Teleost Fish Astroscopus. Science (2), Vol. 23, p. 469 bis 470 und Dahlgren, U. and Silvester, F., The electric organ of the Stargazer, Astroscopus (Brevoort). A new form of electric apparatus in an American Teleost. Anat. Anz., Vol. 29, p. 387—403, 13 Fig., habe ich die zweite ausführlichere noch einsehen können. Der *Astroscopus* kommt an der Ostküste Amerikas und der Westküste Panamas vor. Nach Angabe obiger Autoren wurde der Schlag von Gilbert während der Präparation gefühlt. Auch war einer Zahl Fischer die Fähigkeit des Tieres, Schläge auszuteilen, bekannt. Man muß daraus schließen, daß die elektromotorische Kraft dieses neuen Organes nicht ganz unbedeutend sein kann. Es liegt merkwürdigerweise beiderseits direkt hinter den Augen unter der Haut in der gewissermaßen erweiterten Orbita. Es ist 3 cm lang, 2 cm breit, 2 cm hoch und besteht aus etwa 200 übereinander geschichteten Platten, bei denen oft ein Uebergang von einer Schicht in eine benachbarte vorkommt. Das Organ wird von einem einzigen Nervenstamm innerviert, der zunächst mit den zu den Augenmuskeln gehenden Oculomotoriusästen verläuft. Nach der Plattenzahl zu urteilen, würde die elektromotorische Kraft vielleicht etwas weniger als die Hälfte der elektromotorischen Kraft des Zitterrochens betragen. Bei seiner großen Seltenheit dürften physiologische Aufschlüsse von ihm schwer zu erhalten sein. Der in Neapel leicht erhältliche *Uranoscopus*, welcher mit jenem nahe verwandt ist, ist, wie Herr Geheimrat Spengel vermutet, auf seine elektrische Fähigkeit wohl noch nicht untersucht.

einzelne Platten zerfallen, von denen jede auf einer Seite die Nervenausbreitung trägt, während sich der übrige ganze Plattenteil aus der Muskelsubstanz entwickelt. Die Platten sind in regelmäßiger Folge in der Weise aufeinander geschichtet, daß die Nervenendplatte immer auf derselben Seite der Platten gelegen ist, zwischen denen sich eine gallertige Grundsubstanz, eine geringe Menge Bindegewebe und die relativ spärlichen Blutgefäße befinden. Beim Wels ist die Anordnung eine ähnliche, nur stammt hier die Platte nicht von Muskelzellen, sondern, wie schon erwähnt, nach der Ansicht von FRITSCH wahrscheinlich von den Kolbenzellen der äußeren Haut ab. Bestimmt man die Richtung des Schlagverlaufes bei den verschiedenen Tierarten, so

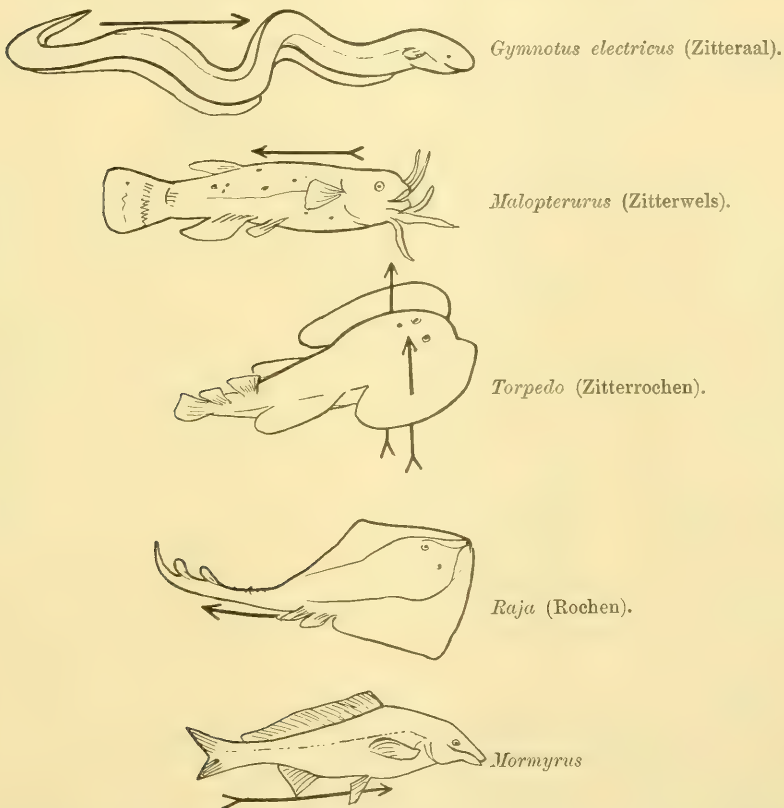


Fig. 38. Schematische Abbildung der elektrischen Fische, nach der Schlagstärke geordnet. Die Pfeile geben die Richtung des Schlages im Tierkörper an.

bestätigt sich bei allen eine zuerst von PACINI aufgestellte Regel, nach der der elektrische Strom in den Säulen in der Richtung von der Nervenendausbreitung nach dem muskulären Teil der Platte verläuft. Zur besseren Uebersicht habe ich in beistehender Fig. 38 den Schlagverlauf schematisch dargestellt. Beim Zitteraal, wo die Endausbreitung jeder Platte gegen das Schwanzende gerichtet ist, geht der Schlag vom Schwanz zum Kopf. Es verhält sich also die

Nervenendplatte negativ zur übrigen Plattensubstanz. Beim Zitterrochen stehen die Säulen vertikal, und die Nervenendausbreitungen liegen in den die Säulen bildenden Platten jeweilig auf der dem Bauche zugewendeten Seite. Hier geht der Schlag im Tier von der Bauchfläche zur Rückenfläche. An das Schwanzorgan des Rochen treten die Nerven von der kranialen Seite an die Platten heran, und hier ist der Strom im Tier vom Kopf gegen den Schwanz gerichtet. Bei dem Organ von *Mormyrus* sind die Nervenendigungen umgekehrt gelegen, und dementsprechend verläuft der Schlag vom Schwanz zum Kopf. Nur beim Zitterwels, wo die Nervenendigungen an die gegen den Schwanz gerichteten Plattenflächen herantreten, geht, abweichend von der Pacinischen Regel, der Schlag in der Richtung vom Kopfende zum Schwanzende durch das Organ. Inwieweit diese der Pacinischen Regel entgegengesetzte Schlagrichtung mit der von Fritsch vermuteten Abstammung des Organes von Drüsenzellen zusammenhängt, ist bisher noch nicht sichergestellt.

a) Elektrisches Organ des Zitterrochens[1]).

Wie beistehende Fig. 39 zeigt, nehmen die elektrischen Organe (*O*) des Zitterrochens beiderseits einen großen Teil des flachen kuchenförmigen Tierkörpers ein. Sie stellen etwa bohnenförmige Gebilde dar, die bei Zitterrochen von der Größe, wie sie in Neapel am häufigsten gefangen werden, eine Länge von 15—20 cm und eine Breite von 10 cm erreichen. Die Organe gehen durch den ganzen Tierkörper hindurch und sind, wie der beistehende Querschnitt (Fig. 40) erkennen läßt, oben von der Rücken-, unten von der Bauchhaut direkt begrenzt. Nach Ablösen der Haut tritt das regelmäßige Mosaik der das Organ zusammensetzenden Säulen deutlich hervor und man kann den Anblick des elektrischen Organes am ehesten dem einer Bienenwabe vergleichen, bei der jeder Wabenraum durch je eine elektrische Säule dargestellt wäre. Bei *Torpedo marmorata* beträgt nach Fritsch (100) die Säulenzahl in einem Organ 610—507, bei *Torpedo ocellata* nur 433. Durch die sorgfältigen Säulenzählungen, namentlich Babuchins (8—11) und Fritschs wurde erwiesen, daß die Zahl der Säulen in der postembryonalen Zeit nicht mehr wächst. (Delle Chiaje-Babuchinscher Satz von der Präformation der elektrischen Elemente.) Das gleiche gilt nach Fritsch auch für die jede Säule wieder zusammensetzenden elektrischen Platten. Die Zahl der in einer Säule aufeinander geschichteten Platten ist für *Torpedo marmorata* und *ocellata* nahezu gleich und beträgt etwa 375 bezw. 433. Abgesehen von der zentralen Vorwölbung einer jeden Platte würde die durch dieselbe gelegte Ebene senkrecht auf der Längsachse der Säule stehen; also läuft jede Plattenoberfläche der Rücken- oder Bauchhaut ungefähr parallel.

Die zu den elektrischen Organen des Zitterrochens führenden Nerven nehmen ihren Ursprung aus dem paarig angelegten elektrischen Lappen. Derselbe bildet an der Rückenfläche der Medulla oblongata rechts und links von der Mittellinie zwei etwa kaffeebohnengroße Vorwölbungen, die vorn vom Kleinhirn, kaudalwärts nur von den Hirnhäuten bedeckt werden. Nach Fritsch sind sie „durch Wucherungen

---

1) Im folgenden habe ich mehrfach meine frühere (114) Veröffentlichung über die Physiologie des elektrischen Organes des Zitterrochens zum Teil wörtlich benutzen können.

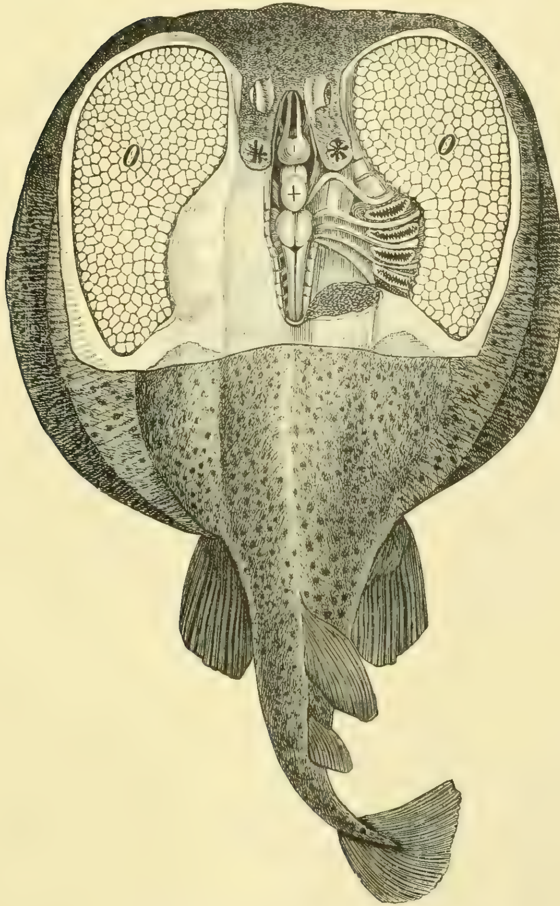


Fig. 39. Rückenansicht einer *Torpedo mormorata* mit freigelegten elektrischen Organen und Nervensystem. Aus FRITSCH, Die elektrischen Fische, II. Abt., 1890, Sepr. Veit u. Comp.



Fig. 40. Querschnitt durch den Körper von *Torpedo ocellata* in der Kiefergegend. Aus FRITSCH, Die elektrischen Fische, II. Abt., 1890, Sepr. Veit u. Comp.

bestimmter Abschnitte der grauen Kerne entstanden, welche im übrigen Vagus- und Trigeminuswurzeln aussenden.“ MUSKENS (174) dagegen sieht in den vier elektrischen Nerven mächtig entwickelte Facialis-, Glossopharyngeus- und Vagusäste.

Die vier Nerven treten, nachdem sie den Schädel verlassen haben, unter der kräftigen Rückenmuskulatur hindurch und passieren dann,

mit Ausnahme des ersten Nerven (vom Kopf des Tieres gerechnet) die Zwischenräume zwischen den Kiemen, um sich dann in das elektrische Organ einzusenken. Vor ihrem Eintritt in die Säulen zerfallen sie in zahlreiche Teiläste (ca. 18) und verzweigen sich nun, anfangs noch markhaltig, auf der Bauchseite einer jeden Platte. Von dem Reichtum der Nervenverzweigungen und der Art ihrer Endausbreitungen geben die Fig. 41 bei schwacher und Fig. 42 bei starker

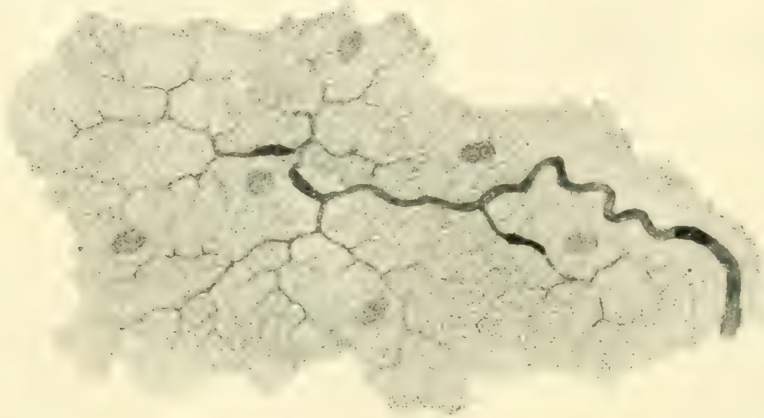


Fig. 41. Flächenansicht einer normalen elektrischen Platte bei schwacher Vergrößerung. (Aus Garten, Beiträge zur Physiologie des elektrischen Organes des Zitterrochens. Abh. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss.)



Vergrößerung einen ungefähren Begriff. Nach mehrfachen Teilungen verlieren die Nerven ihr Mark und gehen nach wiederholter Abgabe von Teilästen in die Endausbreitung der Platte über. Von der Fläche gesehen erscheint die Endausbreitung mit zahllosen kleinsten Pünktchen (Bollsche Punktierung) besetzt, die, wie sich aus Querschnitten ergibt, das optische Bild feinster, auf der Plattenebene senkrecht stehender Stäbchen (Pallisaden) darstellt.

Fig. 42. Flächenansicht einer normalen elektrischen Platte bei starker Vergrößerung. (Ebendaher.)

Bei der äußersten Feinheit und Zartheit der Endausbreitung ist es erklärlich, daß bis zum heutigen Tage die Meinungen über ihre Beschaffenheit geteilt sind.

Entweder nimmt man ein geschlossenes Netzwerk, oder teils freie Endigungen, teils Anastomosen, oder nur freie Endigungen an. Endlich ist BALLOWITZ (14) bei Benutzung der GOLGIschen Methode zu dem Resultate gekommen, daß unter dem intensiv imprägnierten dunkel gefärbten Nervennetz bei Ansicht von der Bauchseite ein zweites, weniger stark imprägniertes sogenanntes Stäbchennetz liegt, das mit den sich ebenfalls färbenden Stäbchen eng zusammenhängen soll. CREVATIN (77), der die Befunde von BALLOWITZ bestätigt, hält aber das Stäbchennetz für eine nur unvollkommene Imprägnation des Nervennetzes. Betreffs des dorsalen metasarcoplastischen (BABUCHIN) Teiles der Platte sei auf meine ausführliche Darstellung (114, p. 259) verwiesen. Desgleichen muß ich hier darauf verzichten, die von BABUCHIN, FRITSCH und von OGNEFF nachgewiesene Entwicklung des elektrischen Organes aus embryonalen Muskelzellen wiederzugeben. Die verschiedenen Formenänderungen finden sich beispielsweise nach BABUCHIN in BIEDERMANNS Elektrophysiologie, p. 768, ausführlich beschrieben und abgebildet.

Der Schlagverlauf.

Die erste, ziemlich zutreffende Aufzeichnung über den Stromverlauf bei der Entladung des elektrischen Organes stammt von MAREY (168) aus dem Jahre 1879. Es gelang diesem Forscher, durch Ableitung der Rücken- und Bauchhaut zu einem Telephon, das zu einer graphischen Verzeichnung der Schwingungen der Telephonplatte eingerichtet war, die Reflexentladungen, wie beistehende Fig. 43 zeigt, direkt zu registrieren. Die Kurve B entspricht der Entladung von *Torpedo*, die Kurve A der Schlagreihe eines *Gymnotus*. Aus seinen

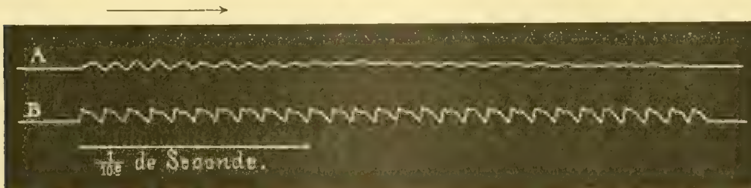


Fig. 43. Kurve A, Reflexentladung von *Gymnotus*. Kurve B, Reflexentladung von *Torpedo*. (Aus MAREY, Nouvelles recherches sur les poissons électriques; caractères de la décharge du Gymnote; effets d'une décharge de Torpille lancée dans une têléphone. Compt. rend., T. 88. 1879.)

Versuchen ging bereits hervor, daß man bei *Torpedo* bis zu 150 Entladungen in der Sekunde erhalten kann und daß durch Kälte die Frequenz dieser Entladungen stark herabgesetzt wird. Eine genauere Analyse des Schlagverlaufes wurde erst viel später von SCHÖNLEIN (207) vorgenommen, der mit dem Rheotom bei Nervenreizung am Galvanometer den Schlagverlauf verfolgte. Bei mittlerer Zimmertemperatur beginnt der Schlag etwa 0,003—0,004 Sekunden nach der Nervenreizung, natürlich je nach Lage der Elektroden etwas verschieden. Er erreicht in 0,002—0,003 Sekunden sein Maximum und nach 0,006—0,008 Sekunden ist er, wenigstens bei der benutzten geringen Bussolempfindlichkeit nahezu verschwunden. Bemerkenswerterweise erhält man auch bei Reizung des Nerven mit einem einzigen Induktionsschlag oft längere Entladungen, mit mehrfachem Wechsel der Stromstärke (mehrgipflige Kurven). Auch sonst zeigt das Organ die Fähigkeit, auf eine einfache Reizung mit einer länger anhaltenden

Reihe von Erregungen zu antworten. So konnte er bei Anlegung eines Querschnittes ein Singen des Organes durch das mit Bauch- und Rückenfläche verbundene Telephon wahrnehmen. Daraus erklärt sich auch die früher angegebene lange Dauer für einen Einzelschlag (vgl. z. B. GOTCH und BURDON-SANDERSON [125]). Die von ihnen beschriebenen Entladungen von 0,04—0,05 Sekunden sind wohl sicher als eine Reihe von Schlägen anzusehen.

Der Schlagverlauf ist von gleicher Dauer, also etwa von 0,008 Sekunden (SCHÖNLEIN), wenn man eine sogenannte direkte Reizung vornimmt, d. h. eine Reihe von Säulen in der Längsrichtung von einem Induktionsstrom oder einem kurzdauernden konstanten Strom durchsetzen läßt und dann erst zum Galvanometer ableitet. Bemerkenswerterweise tritt auch bei dieser sogenannten direkten Organreizung ein Latenzstadium von 3–6 σ hervor.

Die höchste elektromotorische Kraft, die SCHÖNLEIN beim Schlag der *Torpedo* am isolierten Nervenorganpräparat feststellte, betrug 31 D. Im Vergleich zu den unten beschriebenen Werten vom Zitterwels und Zitteraal ist die elektromotorische Kraft relativ gering, doch ist, wie DU BOIS-REYMOND in Uebereinstimmung mit DE LA RIVE (Ges. Abh., p. 696) hervorhebt, bei einem Seefisch entsprechend dem viel geringeren Widerstande des Seewassers im Vergleich zu einem Süßwasserfisch (Zitterwels und Zitteraal) eine viel geringere elektromotorische Kraft erforderlich, um das dem Tier benachbarte Seewasser mit Stromkurven gleicher Intensität zu erfüllen. Das langgestreckte Organ des Zitteraals z. B. besitzt eine viel höhere elektromotorische Kraft, aber einen viel größeren inneren Widerstand und ist dadurch geeignet, in dem schlechter leitenden Süßwasser hinreichend intensive Ströme hervorzubringen. Jedenfalls stellt dieses eine interessante Anpassung des Organes an das umgebende Medium dar.

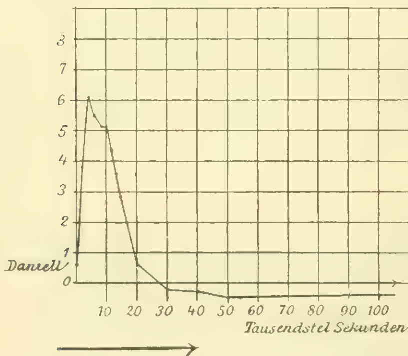


Fig. 44. Aus GARTEN, Beiträge zur Physiologie des elektrischen Organs des Zitterrochens. Abh. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., 1899.

In der Zoologischen Station in Neapel konnte ich im Jahre 1898, allerdings mit noch etwas unvollkommenen Mitteln, den *Torpedo*-Schlag mit dem Kapillarelektrometer verzeichnen. Beistehende Fig. 44 zeigt den aus der Kapillarelektrometerkurve durch Analyse gewonnenen Schlagverlauf eines Organteiles. Der Verlauf entspricht dem von SCHÖNLEIN und auch von mir selbst bei Rheotomversuchen gesehenen außerordentlich raschen Anstieg und etwas langsameren Abfall des Organstromes. Neuerdings ist es CREMER gelungen, den Organschlag mit dem von ihm konstruierten, außerordentlich rasch reagierenden Saitenelektrometer aufzunehmen. Herr Prof. CREMER hatte die Güte, mir eine seiner ausgezeichneten bisher noch nicht veröffentlichten Kurven für die Publikation zu überlassen. Bei *A* in beistehender Fig. 45 wird eine elektromotorische Kraft von etwa 24 Volt aus dem Stromkreis ausgeschaltet und ungefähr gleichzeitig wird

das Tier, es handelt sich hier um eine Reflexentladung, gereizt. Bei *B* beginnen die Entladungen, die sich rasch in etwa 5 σ Intervall anfangs folgen. Der Anstieg der Kurven beträgt etwa 2 σ, der Abfall 3 σ. Selbstverständlich werden auch diese Aufnahmen, die mit dem wohl am raschesten reagierenden Instrument gemacht wurden, noch einer kleinen Korrektur bedürfen. Insbesondere dürfte die Senkung unter die Nullinie nach jedem Schlag durch die Periodizität des sehr stark gespannten Fadens (vgl. die Eichungskurve bei *A*) bedingt sein. Es wird wohl also der Abfall etwas langsamer verlaufen, als es auch in diesen besten Schlagkurven zu erkennen ist. Ferner ergibt sich, daß selbst hier, wo vom intakten Tier abgeleitet wurde, die elektromotorische Kraft ebenfalls wohl etwas mehr als 24 Volt beträgt. Es wird daher zu erwarten sein, daß bei günstigeren Isolationsbedingungen Werte für die Schlagstärken erhalten werden, die noch wesentlich die von Schönlein angegebenen von 31 D übertreffen[1]).

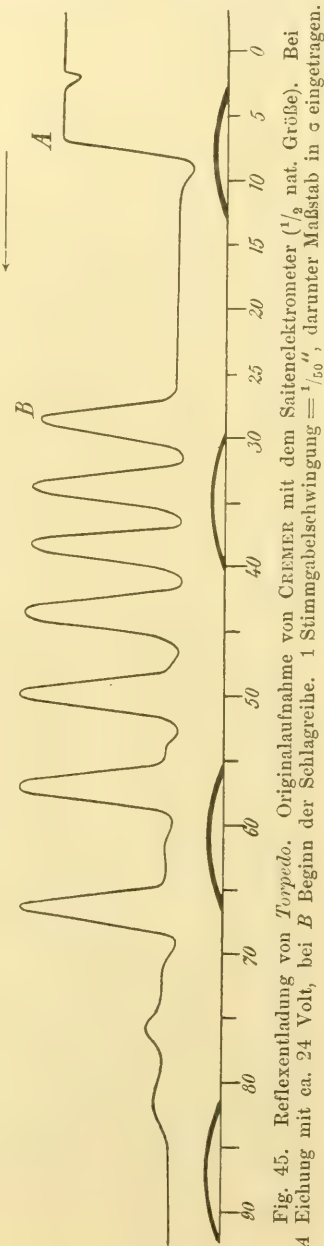


Fig. 45. Reflexentladung von *Torpedo*. Originalaufnahme von Cremer mit dem Saitenelektrometer ($^1/_2$ nat. Größe). Bei *A* Eichung mit ca. 24 Volt, bei *B* Beginn der Schlagreihe. 1 Stimmgabelschwingung = $^1/_{50}$″, darunter Maßstab in σ eingetragen.

Außer den hohen elektromotorischen Kräften beim Schlag ist, wie namentlich von Du Bois-Reymond (39) betont wurde, auch während der Untätigkeit ein Organstrom vorhanden. Derselbe ist dem Schlag gleichgerichtet, aber unvergleichlich viel schwächer als dieser. Wie namentlich durch Gotch und Burdon-Sanderson (125) nachgewiesen wurde, ist er am ganz unverletzten Tier oft garnicht feststellbar. Dagegen kann man ihn an Prismen des Organes leicht erhalten und kann ihn hier beispielsweise durch Schädigungen, Annähern eines heißen Eisens, rasch zu beträchtlicher Höhe ansteigen lassen. Es dürfte daraus hervorgehen, daß ein vollkommen ruhiges Organ vollkommen stromlos ist, und der Organstrom nur die Folge

1) D'Arsonval (2a) gibt an, daß der Schlag von *Torpedo* ausreicht, Glühlämpchen (von 4 Volt) momentan hell aufleuchten zu lassen. Ist von jedem der beiden Organe zu einem solchen abgeleitet, so sieht man immer gleichzeitig beide Lampen aufleuchten. Auch hat er den Versuch mit Erfolg ausgeführt, durch Ableitung des Schlages zur primären Spirale eines Induktoriums Geisslersche Röhren im sekundären Kreis zum Aufleuchten zu bringen. Analoge Versuche zur Demonstration der Identität des Fischschlages mit der Elektrizität sind bereits früher von Du Bois-Reymond am Zitterwels angestellt worden, und von einem *Gymnotus* hat Walsh bereits 1775, wie Du Bois-Reymond angibt, Funken sogar im primären Kreis beobachtet, die einen feinen Stanniolspalt übersprangen.

vorausgegangener Reizungen oder geringer direkter Schädigungen darstellt. Während, wie oben erwähnt, der Schlag Werte von 30 Volt erreicht, liefert nach Gotch und Burdon-Sanderson der Organstrom Werte von 0,002 Volt. Es sind das also Größen ganz anderer Ordnung. Nur durch starke thermische Schädigungen, Umspülen eines mit Organsäulen gefüllten Glasrohres mit Wasser von ca. 60°, erreicht der Organstrom Werte, die dem des Schlages entsprechen können. Hier handelt es sich aber um eine Abtötung des Organes, da sehr bald nach dieser Umspülung die elektromotorische Wirksamkeit vollkommen erloschen ist.

Die Innervation des Organes.

Schon Marey (168) konnte mit seinem Telephonschreiber, wie oben erwähnt, feststellen, daß das elektrische Organ in einem Rhythmus von beispielsweise ca. 150 Entladungen pro Sekunde bei Reflextätigkeit arbeitete. Desgleichen gab Gotch an, daß der Rhythmus anfangs 100 beträgt, um langsam auf 50 herabzugehen. Eine genaue Uebereinstimmung dieser Rhythmenwerte wäre nur dann möglich, wenn alle inneren und äußeren Bedingungen, namentlich die Temperatur des Tieres, ganz genau die gleichen gewesen wären. Später hat Schönlein (207) mit dem Schreibtelephon gleichzeitig von beiden Organen Aufzeichnungen gemacht und konnte nachweisen, was hier besonders betont sei, daß beide Organe jederzeit gleich arbeiten. Schon diese Beobachtung weist darauf hin, daß wir es mit einer zentralen Innervation zu tun haben, und daß die zahlreichen Ganglienzellen bei *Torpedo* (ca. 106000 nach Fritsch) zu gleichzeitiger Tätigkeit verknüpft sind. Auch Gotch und Burch (126) sind der Meinung, daß bei *Torpedo* eine derartig rasche zentrale Innervation sämtlicher Ganglienzellen vorliegt. Andererseits muß man berücksichtigen, daß analoge Perioden auch bei Reizung des Nerven auftreten. Nach Angabe von Mendelssohn (171) hat bereits Jolyet bei Reizung des Nerven mit einem einzigen Induktionsschlag eine rhythmische Entladung wahrgenommen. Später hat Schönlein (207) feststellen können, daß sowohl der Induktionsschlag als auch der konstante Strom am Nervenorganpräparat eine Dauererregung herbeiführt, die man am Telephon als ein Singen des Organes wahrnimmt. Da wir jetzt am Nerven und Muskel des Kalt- und Warmblüters die gleiche Fähigkeit, auf einen einfachen Reiz periodische Erregungen hervorzubringen, kennen, ist auch diese rhythmische Funktion nicht mehr so wunderbar.

Ich selbst habe hier in Gießen Gelegenheit gehabt, an einigen Torpedos[1]) den Schlagverlauf bei Reizung des Nerven mit einem absteigend gerichteten konstanten Strom festzustellen. Beistehende Fig. 46 zeigt den bei moribunden Torpedos wahrscheinlich häufigsten Reizerfolg des reinen einfachen Schlages. Aus der Kurve ist mittels der Eichungskurve versucht worden, einigermaßen den wahren Schlagverlauf zu rekonstruieren und es ergibt sich, wie bei den am Saitenelektrometer von Cremer erhaltenen Kurven, ein außerordentlich steiler Anstieg von ca. 3 σ und ein langsamerer Abfall von ca. 20 σ. Das

1) Durch die freundliche Vermittlung des Leiters des Münchener Aquariums, Herrn Schmidt, war es mir möglich, hier an lebenden Zitterrochen arbeiten zu können.

Organstück war kalt bei ca. 10° vor dem Versuch aufbewahrt worden und der Versuch wurde ausgeführt 3 Minuten nachdem das Organ in das Zimmer von 18,5° C gebracht worden war. Es dürfte demnach die Temperatur des Organes wohl kaum mehr als 11° betragen haben.

Bei zwei von mir getöteten bereits moribunden Tieren gelang es trotzdem durch Reizung des Nerven mit einem konstanten Strom (64 Volt), lang anhaltende oscillatorische Entladungen zu erhalten. In beistehenden Figg. 47 und 48 habe ich zwei derartige Kurven wiedergegeben. Das Organ wurde dabei, so weit sich das an einer improvisierten Versuchsanordnung ausführen ließ, nebst dem zuführenden Nerven langsam erwärmt (von 19 auf 29°). Da die Messung an einem dem Organ anliegenden Thermometer geschah, ist bei der

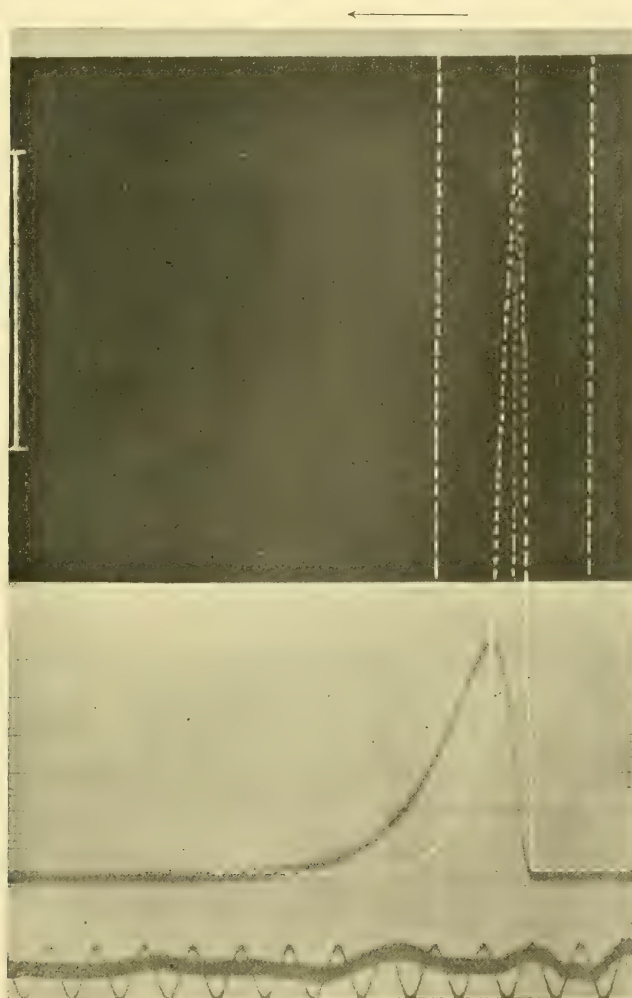


Fig. 46. Schlagkurve von Zitterrochen. Reizung des Nerven mit absteigendem konstanten Strom. (Versuch des Verf.)

äußeren Wärmezufuhr wahrscheinlich die Temperaturänderung des Organes selbst eine geringere gewesen. Immerhin zeigt sich, daß mit Zunahme der Temperatur der Rhythmus beträchtlich schneller wurde. Er betrug (Durchschnittswert der 5 ersten Rhythmen) bei 18,8 ⁰ 9,7 σ, bei 21,5 ⁰ 8,5 σ, wie Fig. 47 zeigt, bei 24,9 ⁰ 8,5 σ und in Fig. 48 bei 29 ⁰ 7,3 σ, oder als Durchschnittswert der ersten 10 Rhythmen 7,1 σ. Die Frequenz ist nur wenig langsamer als bei der oben in Fig. 45 nach einer Cremerschen Originalaufnahme abgebildeten Kurve von

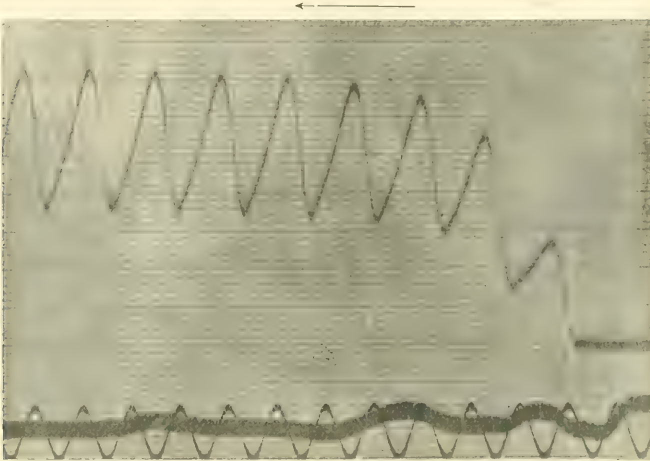


Fig. 47.

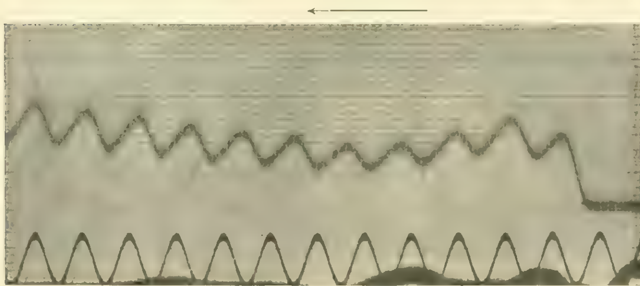


Fig. 48.

Fig. 47 und 48. Schlagkurven vom Zitterrochenorgan. Reizung des Nerven mit absteigendem konstanten Strom bei ca. 21,5 ⁰ und 29 ⁰. (Versuche des Verf.)

Reflexschlägen, die wahrscheinlich bei Zimmertemperatur erhalten wurde (das Mittel der ersten 5 Entladungen ergab 5,6 σ, wohlgemerkt, beim intakten Tier). Es erscheint mir danach wahrscheinlich daß der gleiche Rhythmus bei Reflexentladungen des intakten Tieres, wie auch von ganz frischen Nervenorganpräparaten erhalten werden kann. Wenn mit besseren Mitteln die Beobachtung Schönleins ihre Bestätigung findet, daß beide Organe gleichzeitig in Tätigkeit treten und alle Einzelschläge links und rechts synchron erfolgen, so wird dann kein Zweifel mehr bestehen, daß die zentrale Innervation sämtlicher

Ganglienzellen der Lobi electrici in derselben raschen Folge von statten geht, wie bei den eben beschriebenen Schlagreihen (s. auch unten die Beobachtungen bei *Malapterurus*).

Das bisherige Material zur Deutung der Organströme.

Seit durch BABUCHIN (4—11) und ENGELMANN (90) nachgewiesen war, daß bei den meisten Zitterfischen die elektrische Platte dem Muskel entstammt, wurde mehrfach die Frage erörtert, ob der muskuläre Teil der Platte, oder der nervöse den elektromotorisch wirksamen Bestandteil darstellt. Betreffs älterer Untersuchungen vgl. BIEDERMANN (31) und GARTEN (114). Für die Ansicht, daß die Nervenenden das elektrisch Wirksame darstellen, wäre nach GOTCH und BURCH (126) die Tatsache anzuführen, daß bei einer sogenannten direkten Reizung des Organes, entsprechend der Latenzzeit, immer nur die Nerven bezw. Nervenenden gereizt werden, das Organprotoplasma selbst aber unfähig erscheint, auf direkte Reizung des Induktionsstromes zu reagieren. Immer tritt bemerkenswerterweise auch bei einer solchen direkten Reizung mit einer Latenzzeit von 2—3 σ der einfache Reizerfolg auf. Mit Recht wird aber von GOTCH und BURCH und auch SCHÖNLEIN betont, daß, wenn auch bei der direkten Reizung immer nur der nervöse Teil gereizt werde, der muskuläre Teil immerhin elektromotorisch wirksam sein könnte, aber durch künstliche Erregungen nicht reizbar wäre. Jedenfalls spricht die Latenz bei der direkten Reizung sehr dafür, daß der elektromotorisch wirksame Teil von der durch künstliche Reize beeinflußbaren Nervenstrecke durch eine Strecke langsam leitenden Protoplasmas getrennt ist.

Zu besonderen theoretischen Vorstellungen über den Bau des Organes mußte früher auch die Annahme DU BOIS-REYMONDS (39, 40, 41) führen, daß das elektrische Organ in der Schlagrichtung einen viel geringeren Widerstand besäße, als bei Durchströmung in der dem Schlag entgegengesetzten Richtung (die beiden Richtungen seien im folgenden kurz als homodrom [d. h. dem Schlag gleichsinnig] und antidrom bezeichnet). Durch die Untersuchungen von GOTCH und BURDON-SANDERSON (127) und die Untersuchungen von GOTCH (126) ist erwiesen, daß der geringere Widerstand in homodromer Richtung durch einen infolge der Durchströmung hervorgerufenen Schlag vorgetäuscht wird, denn wenn unmittelbar nach der Durchströmung der Organe mit homodromen und antidromen Induktionsschlägen der Stromkreis geöffnet wird, so ist der am Galvanometer beobachtete Ausschlag in beiden Fällen gleich. DU BOIS-REYMOND (39) berechnet, daß diese Irreziprozität durch eine elektromotorische Kraft von 40 D. vorgetäuscht werden müßte, glaubt aber, daß man mit so hohen elektromotorischen Kräften hier nicht rechnen dürfte. Wie die späteren Versuche von SCHÖNLEIN ergeben haben, ist aber — wie erwähnt wurde — die elektromotorische Kraft eines Schlages sehr wohl bis auf 31 D. einzuschätzen, so daß der Wert von 40 D. kaum weiteres Bedenken erregen dürfte. Auf die polarisatorischen Nachströme des Organes braucht hier nicht weiter eingegangen zu werden, da sie, abgesehen von gemeiner Polarisation, auf Grund der Versuche von GOTCH einfach als Nachdauer eines durch den polarisierenden Strom gesetzten Erregungsvorganges aufzufassen sind. — Bei schwachem

unterschwelligen polarisierenden Strom resultiert, wie bei anderen mit Membranen reichlich versehenen Gebilden ein negativer Nachstrom, dessen Natur einfach physikalisch erklärbar wäre.

Eine große Zahl von Versuchen sind unternommen worden, um festzustellen, ob nach Kurarevergiftung das Organ noch direkt reizbar ist, wenn die indirekte Erregbarkeit erloschen ist. Je nach der angewandten Dosis und der Art der Applikation kommen die Forscher zum Teil zu dem Ergebnis, daß sich durch Kurare die indirekte Reizbarkeit überhaupt nicht aufheben läßt. So gibt Gotch (128) an, daß bei kleinen neugeborenen Torpedos $^1/_2$ ccm 1-proz. Kurarelösung bei subkutaner Injektion nicht ausreiche, die indirekte Erregbarkeit aufzuheben. Die motorischen Endplatten der Muskeln werden in der Regel viel eher gelähmt. Dagegen gelang es Schönlein und dem Verf., bei sehr großen Dosen die indirekte Erregbarkeit des Organes aufzuheben, und es ergab sich, daß die direkte Erregbarkeit zugleich vollständig geschwunden war. (Wegfall der Irreziprozität und des sonst sich während der thermischen Abtötung kräftig entwickelnden Organstromes.)

Während nach Durchschneidung eines Muskelnerven der Muskel noch lange direkt reizbar bleibt, tritt beim elektrischen Organ von *Torpedo* nach der Nervendurchschneidung auf Grund der Versuche des Verf. zugleich mit der indirekten die direkte Unerregbarkeit des Organes auf, und zwar sowohl gegen elektrische wie thermische Reizung. Bei der letzteren Reizart bleibt noch ein sehr kleiner Rest der elektromotorischen Wirkung längere Zeit nach der Durchschneidung bestehen. Dieses Verschwinden der Erregbarkeit ist vom 19. Tag nach der Durchschneidung zu beobachten und konnte bei einer *Torpedo* sogar noch 37 Tage nach der Operation festgestellt werden. In der ersten Zeit während der Abnahme der Erregbarkeit ändert sich der Schlagverlauf nicht, nur die absolute Höhe des Schlages nimmt ab.

Aehnlich wie die Kurarewirkung wirkte eine ausgiebige Ermüdung durch Reizung des Organes vom Nerven aus. Wie schon Schönlein festgestellt hatte, schwankt die Summe der Schläge, die ein lebendes Tier bei einem Versuch hintereinander abzugeben vermag, zwischen 1000 und 2000. Ich selbst habe am ausgeschnittenen Organ Ermüdungsversuche in der Weise angestellt, daß mit dem Rheotom 5mal in der Sekunde der Nerv elektrisch gereizt wurde und alle 5 Sekunden, also nach je 25 Reizungen, die Ablenkungen des Galvanometers notiert wurden. Jede Ablesung entspricht in Fig. 49 einem Kurvenpunkte. Als nach der 1250sten Reizung der Ausschlag nahezu auf Null gesunken war, wurde eine Minute gewartet und dann wiederum in gleicher Weise gereizt. Die anfängliche Erholung verschwand bald und jetzt war bereits nach 400 Reizungen die Ablenkung Null. Jede weitere Erschöpfungskurve (vgl. beistehende Fig. 49) zeigt neben immer kleineren Anfangswerten einen immer rascheren Abfall zu Null, bis endlich trotz der Erholungspause jede Ablenkung ausbleibt. Es zeigte sich, daß ein solches Organ auch für „direkte“ Reizung so gut wie völlig unerregbar geworden war, und daß auch beim Erhitzen eines Organstreifens nur noch ein äußerst schwacher, in der Richtung des Schlages gehender Strom zu erzeugen war. Ist ein Organ nur schwach kuraresiert, so kann man durch ermüdende Nervenreizung die Kurarewirkung zu einer vollständigen machen, bei der neben

der indirekten Reizbarkeit auch die direkte Erregbarkeit völlig verschwunden ist.

Eine sehr ausgesprochene Wirkung auf den Schlagverlauf hat die Vergiftung des Zitterrochen mit Veratrin. Es tritt nach Nervenreizung, ganz ähnlich, wie man es früher am Muskel kannte, eine lang anhaltende Elektrizitätsentwicklung ein, die ganz an die gedehnte Kontraktion des Veratrinmuskels und den im Veratrinmuskel dabei ebenfalls sehr lange anhaltenden elektrischen Vorgang erinnert. Während das Verhalten nach Nervendurchschneidung, Kuraresierung und Ermüdung für die Anschauung sprach, daß die Nervenendplatte der elektromotorisch wirksame Bestandteil wäre, würde der gedehnte Schlagverlauf nach der Veratrinvergiftung in erster Linie für die muskuläre Natur sprechen. Es gelang aber später dem Verf., nachzuweisen, daß sowohl am markhaltigen Nerven als auch besonders am marklosen Nerven Veratrin ein ganz analoges Verhalten in bezug auf den Aktionsstrom wie beim Muskel herbeiführt.

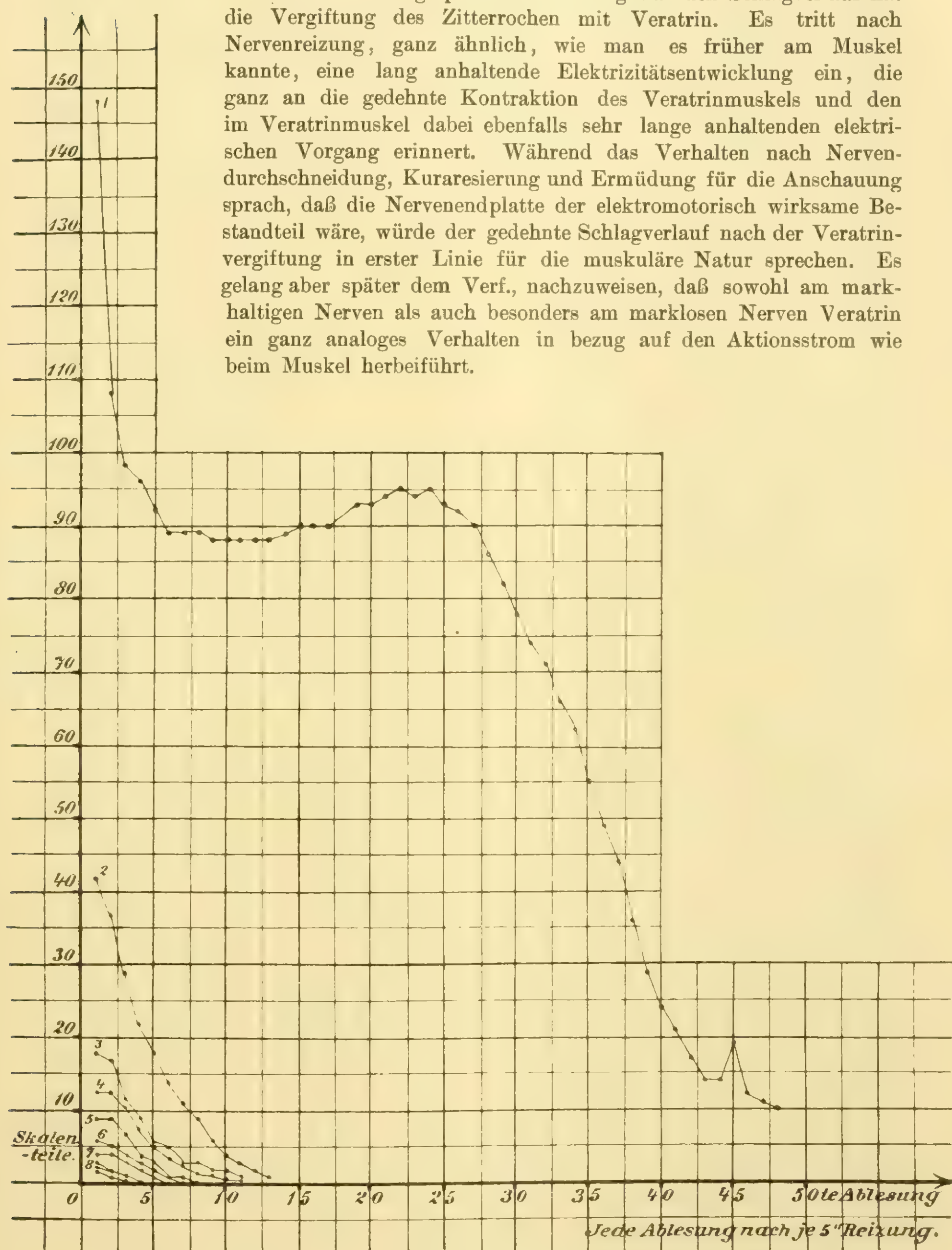


Fig. 49. Ermüdung eines Organteiles von *Torpedo*. (Aus GARTEN, Beiträge zur Physiologie des elektrischen Organes des Zitterrochen. Abh. d. Kgl.Sächs. Ges. d. Wiss., 1899.)

Die genannten Erscheinungen stehen also alle mit der Annahme im Einklang, die, wie oben erwähnt, auch von Gotch gemacht wurde, daß die Nervenendausbreitung selbst oder ein funktionell innig mit ihr verbundenes Gebilde das elektromotorisch Wirksame im Organ des Zitterrochen darstellt. Faßt man Nervenendplatte und die metasarkoplastischen Teile als eine kontinuierliche Protoplasmamasse auf (nach Ballowitz freilich würde die Nervenendplatte durch das „Elektrolemm" von dem muskulären Teile geschieden sein), so würde der Schlag dadurch zu erklären sein, daß der mit chemischen Prozessen verknüpfte Erregungsvorgang nur das Protoplasma der Endplatte ergreift, ohne auf den muskulären Rest überzugehen, so daß die bei dem Erregungsvorgang entstehenden Anionen und Kationen gegen den sarkoplastischen Teil einerseits und gegen die Grenzfläche der Nervenendplatte andererseits sehr verschiedene Wanderungsbedingungen vorfinden.

Neuerdings haben Bernstein und Tschermak (25 u. 26) in sehr eingehenden mühsamen Untersuchungen festzustellen versucht, zu welcher Art von galvanischer Kette das elektrische Organ gehört. Nach der von Helmholtz begründeten Theorie der galvanischen Ketten kann die Wärme des chemischen Prozesses größer sein, gleich oder kleiner, als die elektrische Energie, welche die Elemente hervorbringen. Erstere würden sich bei der Betätigung erwärmen (exotherme Reaktion), letztere abkühlen (endotherme Reaktion). Endlich bei den reinen Konzentrationsketten, wo die chemische Wärme gleich Null ist, wäre ebenfalls nur eine Abkühlung des Elementes zu erwarten. Mittels thermoelektrischer Beobachtungen wurde nun unter den verschiedensten äußeren Bedingungen untersucht, ob eine Erwärmung oder Abkühlung des Organes einträte. Es ergab sich, daß in der Mehrzahl der Fälle eine Erwärmung gewöhnlich nur um etliche tausendstel Grad auftrat, in einer Minderzahl wurde jedoch zweifellos Abkühlung des Organes (bis — 0,00044° C) während der Abgabe von elektrischer Energie nach außen festgestellt. Das Resultat wird in ähnlicher Weise ausgedeutet, wie der Verf. den Cremerschen Befund zu erklären suchte, daß bei der Tätigkeit des marklosen Nerven keine Temperaturänderung zu beobachten war. Ich bemerkte damals (p. 53), daß ein mit deutlicher Wärmebildung verknüpfter Vorgang bei der Erregung sehr gut denkbar wäre, vorausgesetzt nur, daß neben diesem bei jeder Erregung eine zweite mit Wärmebindung verknüpfte chemische Umsetzung im Nerven abläuft, welche die hypothetische bei der Erregung frei werdende Wärmemenge sofort wieder verbraucht. Die kleinen Unterschiede, bald positive, bald negative Wärmetönungen bei den Versuchen von Bernstein und Tschermak, sind in analoger Weise nach diesen Forschern darauf zurückzuführen, „daß die jeweilige Wärmetönung des Organes anzusehen ist als die algebraische Summe von zwei gegensinnigen Vorgängen, einem Wärmebildungs- und einem Wärmebindungsprozeß, von denen bald der eine, bald der andere überwiegt". Der exotherme Prozeß würde dem Umwandlungsprozeß in eine elektrische Kette entsprechen und dann würde die Kette endotherm arbeiten. Es würde also das elektrische Organ als Konzentrationskette besonderer Art gelten können[1]).

---

1) Die Verff. lassen die Möglichkeit offen, daß das elektrische Organ eine endotherme galvanische (chemische) Kette bildet, vermuten aber, wie gesagt, daß

Der zweite Weg, um zu entscheiden, ob sich das elektrische Organ als Konzentrationskette betätigt, ist ebenfalls von den genannten Forschern beschritten worden. Bei einer Konzentrationskette muß der Temperaturkoeffizient der elektromotorischen Kraft ein positiver sein, und bei einer mittleren Temperatur muß die elektromotorische Kraft der absoluten Temperatur nahezu proportional ansteigen. Hier sind die Versuche von BERNSTEIN und TSCHERMAK jedenfalls noch nicht als entscheidend anzusehen, da sie nur mit dem Galvanometer den Gesamtwert der Ablenkung unter verschiedenen Temperaturbedingungen, aber nicht das Maximum der elektromotorischen Kraft bezw. der Stromintensität für die einzelnen Schläge bestimmt haben.

Die Feststellung von BERNSTEIN und TSCHERMAK, daß das Organ von *Torpedo* entsprechend der minimalen, bezw. sogar fehlenden Wärmeproduktion beim Schlag mit einem sehr geringen Energieaufwand arbeitet, kommt auch dadurch zum Ausdruck, daß die chemischen Veränderungen im Organ, soweit es sich bis jetzt feststellen ließ, auch nach anhaltender Tätigkeit nur sehr gering sind. RÖHMANN (200) wies durch entscheidende Versuche nach, daß sowohl nach ausgiebiger elektrischer Reizung der Nerven, als auch durch starke natürliche Erregung bei Strychninvergiftung eine geringe Säuremenge im Organ gebildet wird, was sich am deutlichsten nach Säurefuchsininjektion durch die stärkere Rötung des tätigen Organes nachweisen läßt. Betreffs der von RÖHMANN als unzutreffend erwiesenen Angaben von GRÉHANT und JOLYET (130), daß die Harnstoffproduktion im tätigen Organ gesteigert werde, und der älteren Versuche, die chemische Reaktion des Organes festzustellen (BOLL, WEYL und MARCUSE), sei hier auf die RÖHMANNsche Arbeit verwiesen.

b) Elektrisches Organ des Zitteraales.

Die elektrischen Erscheinungen und auch die anatomischen Verhältnisse des Zitteraalorganes sind viel seltener untersucht worden als die des Zitterrochens. Vor der einzigen größeren physiologischen Untersuchung von SACHS (202) war nur bekannt, daß es sich bei der Entladung des Zitteraales um außerordentlich hohe elektromotorische Kräfte handelte, konnte doch WALSH, wie DU BOIS-REYMOND im SACHSschen Buch erwähnt, bereits 1775 40 Mitgliedern der Royal Society den Entladungsfunken des Zitteraales demonstrieren. Die Entladungen sind, wie SACHS mehrfach beschreibt, so stark, daß sie nur gerade noch vom Menschen ertragen werden können. Selbst durch Gummihandschuhe sind die Entladungen noch recht fühlbar. In diesem Falle dürften Haut des Fisches einerseits und Haut des menschlichen Körpers andererseits als Kondensatorbelege gewirkt haben, so daß eine hin und her gehende Strömung von Elektrizität bei jedem Schlag im Körper des Menschen auftreten konnte. Bekannt ist auch die Beschreibung, daß selbst größere Tiere im Wasser den Schlägen des Zitteraales erliegen. Tote Fische und Frösche be-

---

eine chemische Stromwärme nicht existiert und die Umwandlungswärme die einzige chemische Wärmequelle darstellt. Reicht diese Wärmequelle nicht aus, „dann verrät sich das elektrische Organ in manifester Weise als endotherme Kette, indem es sich abkühlt“.

zeichneten ja auch jeweilig die Stelle, an der ein Zitteraal aufgestört wurde.

Dementsprechend sind auch die anatomischen Dimensionen des Tieres und seines elektrischen Organes ganz gewaltige. Sachs selbst konnte Tierlängen bis zu 1,55 m messen, und Alexander v. Humboldt gibt nach Sachs sogar 1,70 m als maximale Tierlänge an. Dabei reicht das elektrische Organ, wie beispielsweise aus der übersichtlichen Abbildung von Ballowitz (15), Taf. 35, Fig. 1 hervorgeht, vom Kopfende bis zum Schwanzende des Tieres. Auf dem Querschnitt zeigt sich, daß das Organ (vgl. Fig. 50 *E*) den größten Teil des Tierkörpers erfüllt. Außerdem findet sich nach der Rückenseite zu eine Reihe von Säulenbündeln, *nE*, die, wie Sachs beschreibt, durch Verschmelzung der Längsscheidewände größere Fächer enthalten (Sachssches neues Organ). Entsprechend dieser außerordentlichen Ausdehnung des Organes kann man ungefähr 8000 oder vielleicht richtiger (Sachs, p. 280) 6000 Platten hintereinander annehmen. Rechnet man in Analogie zu den Aktionsströmen der Muskeln für die elektromotorische Kraft, die beim Schlag entwickelt wird, pro Scheibe nur 0,05 D — ein eher zu niedrig angenommener Wert — so würde der ganze Zitteraal, wenn sämtliche Platten gleichzeitig schlügen, eine elektromotorische Kraft von 300 D entwickeln. Eine Messung, wie sie mit neueren Instrumenten wohl möglich ist, ist bisher noch nicht vorgenommen worden, dürfte aber auf Grund der physiologischen Schlagwirkungen eher größer ausfallen, als die ebengenannte von Du Bois-Reymond vorgenommene Schätzung.

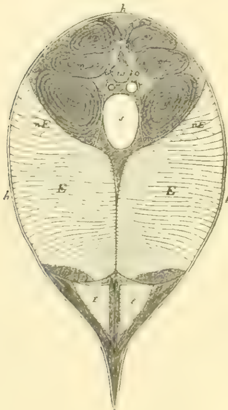


Fig. 50. (Aus Sachs, Untersuchungen am Zitteraal, bearbeitet von Du Bois-Reymond, Leipzig 1881.)

Soll freilich eine starke Wirkung beim Zitteraalschlag zustande kommen, so müssen, wie man wohl annehmen kann, die 350 Nerven, die zum Organ ziehen, gleichzeitig erregt werden, denn nur so kann die maximale Wirkung erzielt werden. Wie Fritsch (100) festgestellt hat, liegen die zugehörigen Ganglienzellen an den verschiedensten Stellen im Rückenmark hinter dem Zentralkanal, ihre Achsenzylinderfortsätze treten aber durch die vorderen Wurzeln aus. Man wird daher vermuten müssen, daß alle diese Zellen durch ein Assoziationssystem verbunden sind und gleichzeitig in Erregung versetzt werden können.

Was den Bau der Platten betrifft, so hat bereits Sachs die Hauptteile richtig beschrieben. Die letzte eingehendere Untersuchung verdanken wir Ballowitz (15), dessen Arbeit auch beistehende Figg. 51 und 52 entnommen sind. Fig. 51 zeigt zwei Plattenquerschnitte. Man erkennt auf der Vorderseite an der bei der vorstehenden mittelstarken Vergrößerung homogen, bei stärkerer Vergrößerung feinfädig aussehenden Platte nach vorn zu eine unregelmäßig wellige Abgrenzung in der sogenannten Papillenschicht. Nach hinten, d. h. schwanzwärts, endet die Platte in der Zottenschicht. Man erkennt auch in beistehender Figur hinter dieser Zottenschicht zahlreiche Querschnitte von markhaltigen und marklosen Nerven. Wie es Ballowitz

auch bei den anderen elektrischen Fischen sah, umschließt eine feine Membran, das Elektrolemm, allseitig die Platte. Die ganze Hinterfläche mit ihren Zotten zeigt einen im Vergleich zu *Torpedo* außerordentlich zarten, in der beistehenden Figur eben erkennbaren Stäbchenbesatz, der sich im Gegensatz zu *Torpedo* von den Nervenendigungen emanzipiert hat. „Die Stäbchen machen bei *Gymnotus*“ nach BALLOWITZ, „mehr den Eindruck von Differenzierung der Fädchenmasse des elektrischen Gewebes, oder wohl richtiger ausgedrückt, des ursprünglichen Bildungsprotoplasmas der Platte, als welches das Sarkoplasma der quergestreiften Elektroblasten wohl zu betrachten ist.

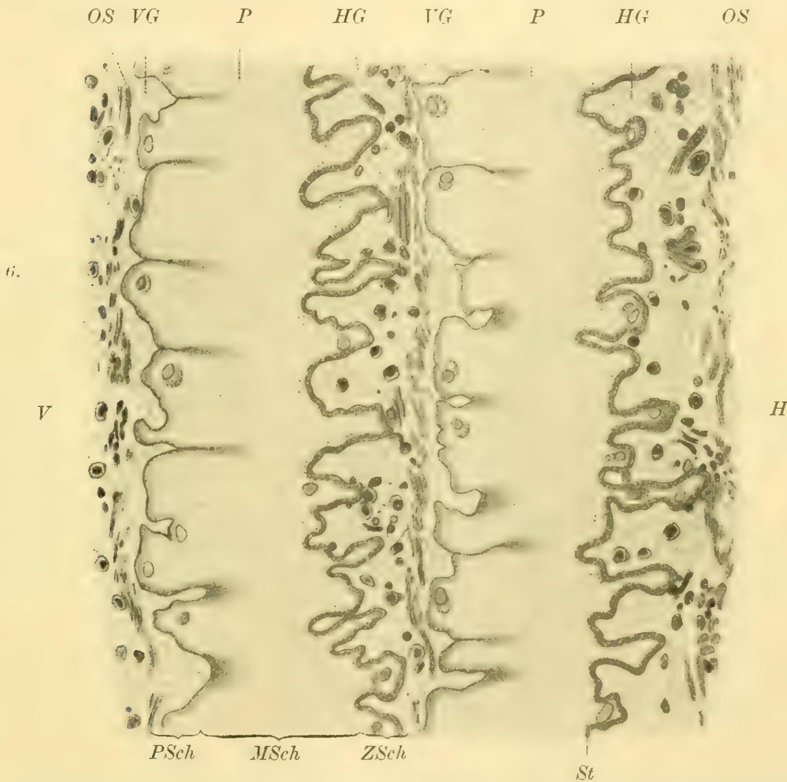


Fig. 51. (Aus BALLOWITZ, Zur Anatomie des Zitteraales mit besonderer Berücksichtigung seiner elektrischen Organe, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50 (1897), Taf. 36, Fig. 6.) *PSch* Papillenschicht, *MSch* Mittelschicht, *ZSch* Zottenschicht, *St* Stäbchensaum.

Bei *Raja* dagegen war ich (BALLOWITZ) mehr zu der Vermutung gekommen, es könnten Anhangsgebilde des Elektrolemms sein.“

Einen Einblick in die Nervenendausbreitung beim Zitteraal gewinnt man durch beistehende Abbild. 52 eines Flächenschnittes (parallel zur Plattenebene) durch die hinteren Zottenenden aus einem Goldpräparat von BALLOWITZ. Man sieht hier zahlreiche Zotten im Längs- und zum Teil im Querschnitt. Zu ihnen ziehen die anfangs markhaltigen und erst kurz vor ihrer Endigung marklosen Nervenfasern, die bis zu ihrer Endausbreitung noch Nervenscheidenzellen besitzen. Ein ziem-

lich unregelmäßiges Nervennetz überzieht die Zottenspitzen und diese Netze der einzelnen Zotten stehen, was Ballowitz mit Recht besonders hervorhebt, wie z. B. bei den Zotten *Z3* und *Z4* durch Nervenfäden miteinander in Verbindung.



Fig. 52. (Aus Ballowitz, Zur Anatomie des Zitteraales mit besonderer Berücksichtigung seiner elektrischen Organe, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50 (1897), Taf. 37, Fig. 11.) *N* Nerven, *NSZ* Nervenscheidenzellen, Z_1—Z_6 abgeschnittene hintere Enden von 6 langen Zotten, deren eine Fläche mit dem daran befindlichen Nervennetz eingestellt ist. Zwischen Z_3 und Z_4 Verbindungsfäden des Terminalnetzes von einer Zotte zur anderen.

Eine Kontinuität der Nervenendausbreitungen aller an eine Platte herantretenden Nerven erscheint nach obigem Forscher für alle elektrischen Organe mit vielen zu einer Platte ziehenden Nerven zur prompten Auslösung des elektrischen Schlages notwendig. Ballowitz muß es unentschieden lassen, ob das genannte, dem Elektrolemm anliegende Nervenendnetz die ganze Plattenhinterfläche überzieht. Am deutlichsten erschien das Netz auf den hinteren Teilen der Zotten (Zottenspitzen).

Im Vergleich zur Platte vom *Torpedo* sind die Platten des Zitteraales wesentlich dicker. Zugleich aber ist durch die Papillen- und Zottenbildung die Oberfläche gewaltig vergrößert. Ob die Verdickung

der Platte, wie es Du Bois-Reymond noch vermutete, eine Vergrößerung der elektromotorischen Kraft bedingt, erscheint zweifelhaft. Es wäre wohl eher zu vermuten, daß entsprechend der größeren Plattendicke mehr Material für die zur wiederholten Betätigung nötigen chemischen Umsetzungen vorhanden wäre. Die Oberflächenvergrößerung ist meines Erachtens in zwei Richtungen von Bedeutung. Der verhältnismäßig sehr dicken Platte wird durch sie der notwendige Stoffaustausch mit den im Gallertgewebe laufenden Blutgefäßen möglich gemacht, und zweitens kann durch die Oberflächenvergrößerung der elektrische Leitungswiderstand für den Schlag weitgehend herabgesetzt werden, wenn, wie man wohl mit Recht vermuten darf, die Ionenverschiebung durch das Elektrolemm hindurch den größten Widerstand findet.

Ueber den Schlagverlauf sind wir noch sehr unvollkommen unterrichtet. Sachs glaubte nach Bestimmungen mit dem Pendelrheotom, daß die Schlagdauer kleiner als $^1/_{50}$ Sekunde ist, und hiermit würde auch in Uebereinstimmung stehen, daß Marey 1879 mittels Telephonschreibers eine Kurve abbilden konnte (vgl. Fig. 43 A, p. 177), die eine Schlagfrequenz von etwa 100 pro Sekunde zeigte. Bemerkenswert ist die von Sachs festgestellte Tatsache, daß bei direkter Reizung des Organes eine Latenzzeit von 3,5 σ besteht, was mit den Beobachtungen von Gotch über die Latenzzeit bei direkter Reizung am Organ von *Torpedo* und *Raja* etwa übereinstimmt.

Für das Zitteraalorgan scheint noch folgende Beobachtung von Sachs charakteristisch zu sein. Bei Nervenreizung ist ein einziger starker Induktionsschlag oft nicht imstande, eine Entladung des Organes auszulösen, während schwaches Tetanisieren hierzu genügt. Es wäre hier also die Summierungsfähigkeit unterschwelliger Reize gut entwickelt.

Wie bei *Torpedo* ist „die Organstromkraft", d. h. die elektromotorische Kraft eines ausgeschnittenen Organstreifens nur äußerst gering. So erhielt Sachs von einem 4 cm langen Streifem, der ca. 400 Fächer enthielt, eine elektromotorische Kraft von nur 0,015 bis 0,030 D. Es würde das pro Fach nur 0,0000375 bis 0,0000750 D betragen. Die Kurareversuche führten im Vergleich zu den oben am Zitterrochen erwähnten zu einem abweichenden Ergebnis. Das Organ war vom Nerven aus nicht mehr erregbar, dagegen zeigte sich direkte Organreizung noch wirksam. Insbesondere konnte durch Benetzung eines frischen Längsschnittes des Organes mit Ammoniak wie beim normalen Organ eine schlagartige Ablenkung des Galvanometers beobachtet werden. Möglicherweise ist der Widerspruch mit den Resultaten bei *Torpedo* nur ein scheinbarer (untermaximale Nervenreizung bei unvollkommener Vergiftung).

c) Elektrisches Organ des Zitterwelses.

Während bei allen übrigen Zitterfischen das elektrische Organ offenkundig aus bestimmten Skelettmuskeln entstanden ist, hat man für die Bildung des Organes des Zitterwelses aus Skelettmuskeln keinen sicheren Anhaltspunkt gewinnen können. Das Organ umhüllt hier, wie beistehende, der ersten genaueren anatomischen Beschreibung des Zitterwelses von Bilharz (33) entnommene Abbildung zeigt, als dicke Hautschwarte (*H* in beistehender Fig. 53), den ganzen

Körper des Tieres. Das Organ reicht seitlich bis zu den Brustflossen, ist aber oben lappig verlängert bis an die Zwischenaugengegend zu verfolgen. Unten reicht es bis zur Gegend des Schultergürtels. Nach hinten erstreckt es sich oben bis zum Anfang der Fettflosse, unten bis zum Anfang der Afterflosse und bildet seitlich noch eine lappenartige Verlängerung, die noch etwas weiter schwanzwärts reicht.

Wie schon aus der beistehenden Abbildung des Fisches hervorgeht, wird das ganze Organ von einem einzigen Nerven versorgt, der trotz seiner relativ großen Dicke eine einzige Nervenfaser darstellt. Dabei ist der Achsenzylinder, wie Fritsch (100) angibt, verhältnismäßig dünn (Durchmesser 8 μ). Und auch die Markscheide hat nur eine Dicke von 12—30 μ. Diese aber ist von zahllosen bindegewebigen Hüllen umgeben, die in der Hauptsache die Dicke des Nerven, die bis zu 1 mm und mehr betragen kann, bedingen. Die Ganglienzelle, aus der der Nerv entspringt, liegt kurz unterhalb der Medulla oblongata im Rückenmark und ist von so kolossalen Dimensionen, daß man, wie schon Bilharz beschreibt, nach Herstellung eines sagittalen Medianschnittes, sie „schon mit freiem Auge, noch deutlicher mit der Lupe als einen kleinen rundlichen Fleck erkennt, welcher sich aus der umgebenden Masse des Rückenmarkes durch dunklere Färbung hervorhebt". Fritsch, der diese Riesenganglienzelle eingehend beschreibt und abbildet, betont, was für eine möglichst gleichzeitige Tätigkeit beider bilateral angeordneter Organe von Bedeutung sein dürfte, daß zahlreiche Kommissurenfasern zwischen den beiden Zellen verlaufen.

Das in frischem Zustand gallertig aussehende Organ grenzt außen an die äußere Haut, die nach Fritsch zahlreiche zottenartige Bildungen besitzt. Gegen den Körper zu ist das Organ durch eine glatte sehnige Haut abgetrennt. Ein Schnitt durch die Haut in der Medianebene auf der Bauchseite des Tieres genügt, den zwischen Muskulatur und Organ gelegenen Nerven und die ganze innere Fläche des Organes, wie in der Fig. 53, freizulegen, ohne daß, wie Du Bois-Reymond sagt, ein Tropfen Blut zu fließen braucht. Das Organ besteht, wie die folgende der Ballowitzschen Untersuchung entnommene Fig. 54 zeigt, aus lauter einzelnen, vielfach scheinbar unregelmäßig ineinander geschobenen Hohlräumen. Dieselben sind von linsenförmiger Gestalt und von einer gallertigen Flüssigkeit erfüllt (Längsdurchmesser 0,81—1,12 mm). Die vordere Fläche des Faches ist gegen den Kopf des Tieres, die hintere Fläche gegen den Schwanz gerichtet. In jedem Fach grenzt an die hintere Fläche, wie auch in beistehender Figur deutlich sichtbar ist, die elektrische Platte. Ihre Ebene steht also senkrecht zur Längsachse des Fisches. Die Nervenfasern, die zu den Platten ziehen, stellen alle die letzten Teiläste der oben beschriebenen einzigen Nervenfaser dar. Bei dieser zahlreichen Teilung nimmt, wie mehrfach hervorgehoben wurde, der Gesamtquerschnitt der Achsenzylindersubstanz ganz außerordentlich zu. Die letzten Nervenenden treten nun regelmäßig auf der Hinterseite an jede Platte heran, und zwar wird jede Platte von einer einzigen Faser versorgt. Man findet etwa in der Mitte der Platte eine trichterartige Bildung, vgl. z. B. Fig. 54 in dem Fach *FR* auf der Vorderseite, der auf der Rückseite der „Trichterstiel", ein Plattenstiel mit Endknopf, entspricht. An diesen lagert sich nach den Beobachtungen von Ballowitz, wie

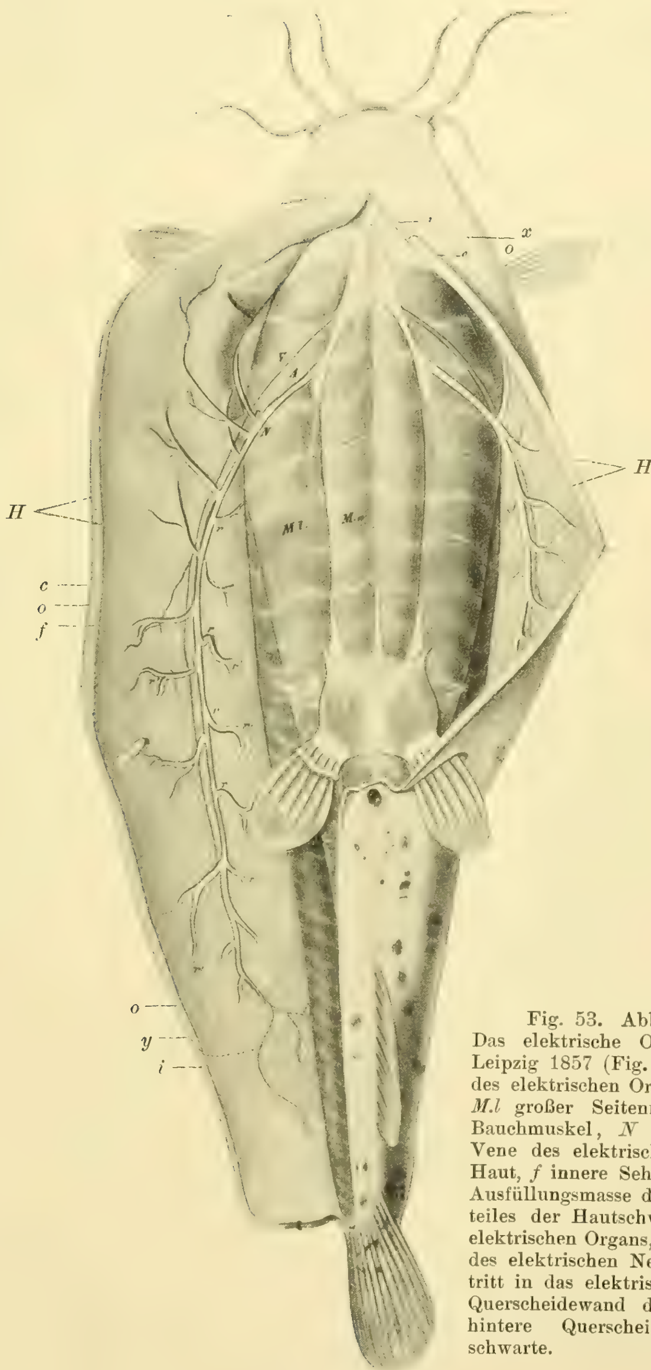


Fig. 53. Abbildung aus BILHARZ, Das elektrische Organ des Zitterwelses, Leipzig 1857 (Fig. 6, Taf. I). *A* Arterie des elektrischen Organs, *H* Hautschwarte, *M.l* großer Seitenmuskel, *M.r.* gerader Bauchmuskel, *N* elektrischer Nerv, *V* Vene des elektrischen Organs, *c* äußere Haut, *f* innere Sehnenhaut, *i* indifferente Ausfüllungsmasse des Kopf- und Schwanzteiles der Hautschwarte, *o* Substanz des elektrischen Organs, *r, r* Aeste und Zweige des elektrischen Nerven vor seinem Eintritt in das elektrische Organ, *x* vordere Querscheidewand der Hautschwarte, *y* hintere Querscheidewand der Hautschwarte.

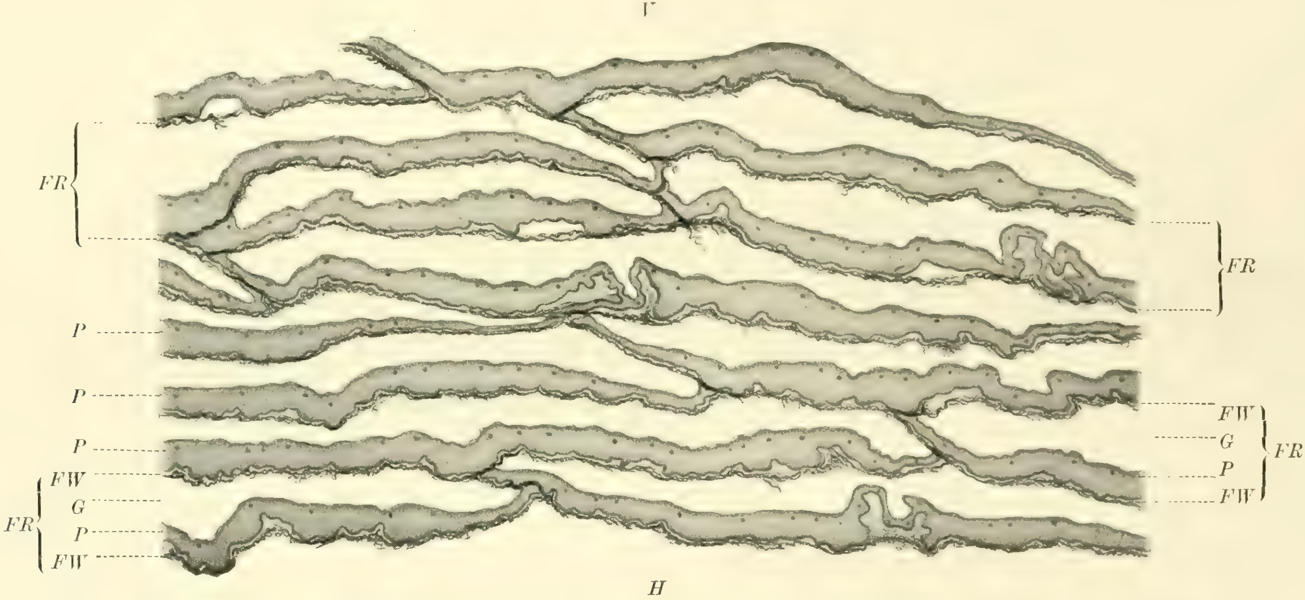


Fig. 54. Aus Ballowitz, Elektrisches Organ des Zitterwelses, Jena, Fischer, 1899, Fig. 37, Taf. III. Vergr. Zeiss, Obj. A, Okular No. 5. *V* Kopfseite, *H* Schwanzseite, *P* elektrische Platten, senkrecht zu ihren Oberflächen durchschnitten; in einigen ist das zentrale Trichterfeld mitgetroffen, *FW* bindegewebige Fachwände, *G* von Gallertsubstanz eingenommener Raum, *FR* Fachraum, welcher hinten und vorne von den Fachwänden (*FW*) begrenzt wird und vorne (*G*) die Gallertsubstanz, hinten die elektrische Platte (*P*) enthält.

beistehende Fig. 55, die den Trichterstiel bei stärkerer Vergrößerung zeigt, bei *EK* erkennen läßt, die Nervenfaser an, nachdem sie sich in eigentümlicher Weise aufgeknäuelt und kolbige Endanschwellungen entwickelt hat. Der obere Teil der Zeichnung zeigt den Uebergang der Platte in den Trichterstiel *ST*.



Fig. 55.

Fig. 55. Aus Ballowitz, Elektrisches Organ des Zitterwelses, Jena, Fischer, 1899, Fig. 69, Taf. VI. *TS* Trichterstiel, *EK* Endknopf des Trichterstieles, *ATSH* äußere, *JTSH* innere Bindegewebshülle des Trichterstieles, *Sp* Spindelanschwellung.

Fig. 56. Aus Ballowitz, Elektrisches Organ des Zitterwelses, Jena, Fischer, 1899, Fig. 38, Taf. III. *VE* Elektrolemm der vorderen Plattenseite, *HE* Elektrolemm der hinteren Plattenseite, *VSt* Stäbchen der vorderen, *HSt* Stäbchen der hinteren Plattenfläche.

V
VE
VSt
HSt
HE
H

Fig. 56.

Es ist Ballowitz nicht gelungen, von der Nervenendigung aus, die nach ihm dem Endkopf nur anliegt, Fibrillen in die Platte hinein, insbesondere nach der Kopfseite derselben weiter zu verfolgen. Die einzige Differenz, die zwischen Plattenstiel *ST* und der übrigen Platte besteht, ist eine Differenz der Färbbarkeit durch Goldchlorid. (Plattenstiel durch Goldchlorid gefärbt, Platte nicht.) Es fehlt also der Platte jede weitere netzartige Endausbreitung des Nerven, wie sie bei den anderen Zitterfischen immer nachzuweisen ist.

Bemerkenswerterweise sind aber die bei *Torpedo*, z. B. der Nervenausbreitung gewissermaßen folgenden Palissaden oder Stäbchen auch hier vorhanden. Ja sie finden sich hier sogar im Unterschied zu den Organen der übrigen Zitterfische auf beiden Seiten der Platte. Nur am Endkopf und hinteren Stiel, wo man sie nach Analogie von *Torpedo* gerade erwarten müßte, scheinen sie zu fehlen [1]). Beistehende Figur zeigt einen Durchschnitt durch die Platte nach Ballowitz, auf der man die von dem genannten Forscher gemachte Beobachtung bestätigen kann, daß die Stäbchen auf der Vorderseite besser ausgebildet sind. Im übrigen bietet die Platte keine weiteren Eigentümlichkeiten. Sie besteht in der Hauptsache aus dem feinfädigen Netzgerüst, das allen elektrischen Fischen eigentümlich, und nur bei den schwach elektrischen Fischen *Raja* und *Mormyrus* wenig entwickelt ist. Ballowitz weist darauf hin, daß zwischen Ausbildung dieser Netzstruktur und der elektromotorischen Kraft eine Proportionalität zu bestehen scheine.

Der Zitterwels bildet, wie schon oben erwähnt, die einzige Ausnahme von der Pacinischen Regel, denn während des Schlages verhält sich die hintere Nervenseite der Platte positiv zur vorderen Seite. Weitere anatomische Anhaltspunkte zur Erklärung dieser Ausnahme stehen noch aus. Während die erste Bilharzsche Angabe, daß der Nerv auf der Hinterseite jeder Platte einträte, durch Max Schultzes Beobachtung (208) umgestoßen wurde, daß der Nerv die Platte von vorn nach hinten durchbohre, und damit wieder Hoffnung bestand, auch für den Zitterwels die Pacinische Regel zu retten, erscheint es jetzt nach den genauen Beobachtungen von Ballowitz kaum mehr wahrscheinlich, daß Nervenfibrillen durch den Plattenstiel und die Platte hindurch zur Vorderseite verlaufen. Man muß daher die Erklärung für die Abweichung von der Pacinischen Regel in der ganz anderen Funktionsart der Platte suchen, wie sie durch eine andere Abstammung der Platte im Vergleich zur Abstammung der Organe bei den anderen Fischen gegeben ist. Da es bisher leider noch nicht gelang, Embryonen von Zitterwelsen zur Untersuchung der Organentwicklung zu gewinnen, so muß man sich auf bloße Vermutungen beschränken. Fritsch hat seine anfängliche Annahme (100), daß das Organ aus der glatten Muskulatur der Haut hervorgegangen wäre, bald fallen lassen und dafür die einigermaßen wahrscheinliche Hypothese aufgestellt, daß die Platte aus Drüsenzellen hervorgegangen ist; kann man doch in der Haut des Fisches große sogenannte Kolbenzellen mit Doppelkernen nachweisen, die sehr wohl als „Geschwisterkinder" der elektrischen Riesenzellen angesehen werden

1) Uebrigens bemerkt Ballowitz, daß nur bei *Torpedo* die Stäbchen den Nervenendigungen folgen und auch bei *Raja, Gymnotus* sie mehr gleichmäßig, allerdings auf der Seite der Nervenendigung verteilt sind.

können. Insbesondere wird aber die Abweichung von der Pacinischen Regel die Drüsenhypothese stützen können. Die Hinterseite einer jeden Platte entspricht der Innenseite eines Epithelbelages, an den die sekretorischen Nervenfasern herantreten. Nun ist bekannt, daß sehr häufig, beispielsweise bei fehlendem Bestandstrom (Froschhaut in salzarmem oder destilliertem Wasser), bei Nervenreizung ein einsteigender Sekretionsstrom auftritt. Aber auch bei Vorhandensein eines Bestandstromes, wie z. B. an den Schweißdrüsen der Katzenpfote, ist ja ein einsteigender Sekretionsstrom zu beobachten. Wenn man bedenkt, wie weitgehende Adaptationen in der Tierreihe bei unseren höheren Sinnesorganen, wie besonders dem Auge, beobachtet sind, erscheint es nicht ausgeschlossen, daß auch die jeder Drüsenzelle von vornherein innewohnende Funktion der Stromerzeugung eine weitgehende Veränderung (ca. 1000-fache Beschleunigung) im zeitlichen Ablauf erfährt. Eine Veränderung der Größe der elektromotorischen Kraft braucht wahrscheinlich nicht einmal angenommen zu werden.

Andererseits vermutet Ballowitz (16) wegen der großen Uebereinstimmung im anatomischen Bau des Welsorganes mit der Struktur der elektrischen Organe der anderen elektrischen Fische, daß das Welsorgan doch auch wie jene von quergestreifter Muskulatur abstammt. Nur wäre die Abtrennung so zeitig erfolgt, daß sich die ganze Anlage zu dem Hautsystem geschlagen hätte. Für den Physiologen dürfte, solange kein embryologisches Beweismaterial vorliegt, immerhin die Fritschsche Vermutung noch annehmbarer erscheinen.

Wie beim Zitterrochen ergaben die ältesten Untersuchungen eine unverhältnismäßig große Dauer des Schlages. So findet Du Bois-Reymond (Ges. Abh. II, p. 617), daß die Dauer des Schlages beim Zitter-

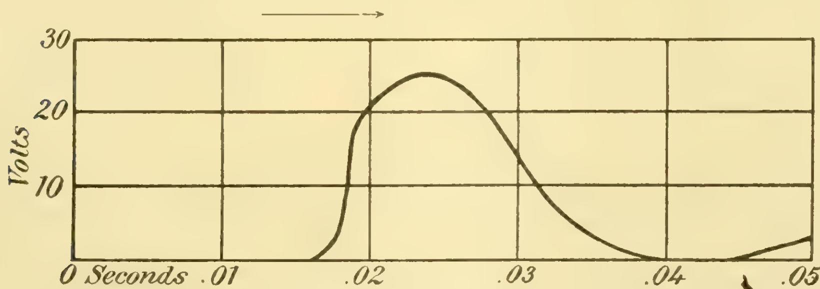


Fig. 57. Aus Gotch und Burch, Proceedings of the Royal Society of London, Vol. 65, 1899/1900, p. 434.

wels von gleicher Ordnung mit der Zuckungsdauer des Muskels ist. Doch finden sich gerade bei ihm bereits Hinweise darauf, daß der Schlag nicht eine einfache Entladung darstellt. „Der Schlag erscheint nicht so trocken, wie der einer Leidener Flasche, sondern hat mehr etwas Schwellendes. Oefters unterscheidet man darin mehrere Maxima.“ Eine endgültige Bestimmung der Schlagdauer konnte erst durch Gotch und Burch (129) mit Hilfe des rasch reagierenden Kapillarelektrometers vorgenommen werden. Beistehende Fig. 57 zeigt die Analyse einer Kapillarelektrometerkurve bei einer Temperatur eines Nerv-Organpräparates bei 5° C. Der Schlag trat nach Reizung des Nerven mit einem Oeffnungsinduktionsstrom auf. Das Maximum der elektromotorischen Kraft betrug bei den analysierten Kurven 25,1 Volt.

Da nur ein Achtel des ganzen Organes in den Stromkreis eingeschaltet war, so kann man mit Gotch und Burch mindestens 200 Volt für den Schlag eines ganzen Organes als höchste elektromotorische Kraft annehmen. Gotch und Burch rechnen, daß in dem 15 mm langen Streifen 530 Platten vorhanden wären. So ergibt sich pro Platte eine elektromotorische Kraft von 0,048 Volt, die nur wenig die von Gotch und Burch am Nervus ischiadicus des Frosches für den Aktionsstrom gemessene von 0,033 Volt übertrifft. Bei der benutzten niedrigen Temperatur ist Anstieg und Abfall des Schlages unvergleichlich viel langsamer (Anstieg 7 σ, Abfall 16 σ), als bei den Temperaturen, bei denen der Fisch normalerweise seine Organe entläd.

Verzeichnet man, wie es Gotch und Burch getan haben, bei höherer Temperatur den Schlag des lebenden Tieres, wie man ihn durch zahlreiche Reize auf dem Reflexwege auslösen kann [1]), so erhält man eine Reihe viel rascherer sich in bestimmtem Intervall folgender Entladungen. Der Rhythmus betrug bei 35° 1/280 Sekunde, bei 25° $^1/_{220}$ Sekunde, bei 5° $^1/_{100}$ Sekunde. Diese periodischen Entladungen werden auf eine Selbsterregung des Organes bezogen, da sie sich bei Nervenreizung und bei direkter Reizung des Organes ebenfalls beobachten lassen. Diese Annahme, daß bei reflektorischer Entladung die einzelnen sich so rasch folgenden Schläge nicht durch eine Reihe sich rasch folgender zentraler Innervationen, sondern durch Selbsterregung des Organes bedingt wären, gründet sich auf folgenden Umstand. Auch bei direkter Organreizung besteht zwischen Reizmoment und Schlagbeginn eine Latenz von 3,5—4 σ (natürlich je nach Temperatur verschieden), und die Verff. stellen sich vor, daß nach Ablauf der Latenzzeit durch den Schlag selbst eine Reizung wieder herbeigeführt würde. Wie ich weiter unten an eigenen Versuchen zeigen kann, entspricht die Schlagfolge jeweilig der Periode der zentralen Erregung, Es stellen also die zentralen rhythmischen Erregungen, die Gotch und Burch annehmen, von $^1/_{12}$—$^1/_{13}$ Sekunden Intervall, in Wirklichkeit Perioden zweiter Ordnung dar, von denen jede wieder in zahlreiche Einzelperioden zerfallen kann.

Die Werte von Gotch und Burch für den Rhythmus, die bei verschiedenen Temperaturen zwischen 35 und 5° gewonnen wurden, sind noch verhältnismäßig hoch gegen neuere Versuche, die Koike auf meine Veranlassung (156) über die Perioden der reflektorischen Entladung bei einem Zitterwels anstellte, der unter möglichst günstigen äußeren Bedingungen dem Versuch unterworfen wurde. Das ganze Tier befand sich bis zu den Brustflossen vorn in einem aus feinem Drahtnetz hergestellten Käfig, der auf ein in der Größe genau entsprechendes Holzmodell des Tieres gearbeitet war. Der Kopf des Tieres ragte in ein getrenntes, zur Beobachtung der Atmung des Tieres mit Glasscheiben versehenes Kästchen, durch das ein beliebig temperiertes Atemwasser strömte, während ein Wasser von anderer Temperatur den ganzen Fischleib umspülen konnte. Die gemeinsam mit Koike vorgenommenen Versuche betreffen nur die Feststellung des Rhythmus bei möglichst gleichmäßiger Temperierung des ganzen

1) Die Verff. geben an, daß bei elektrischer Reizung über dem Organ die Latenzzeit nur 4—5 σ betrage. Man habe es daher in diesen Fällen mit einer direkten Organreizung zu tun. Wird dagegen die Haut jenseits des Organes elektrisch oder auch mechanisch gereizt, so erhält man eine reflektorische Entladung. Die kürzeste Reflexlatenz betrug 23 σ.

Tieres. In dem Käfig eingeschlossen, atmet das Tier ruhig und gleichmäßig weiter und zeigt keine Spur von stärkeren Reizerscheinungen[1]). Es treten nur sehr selten (insbesondere bei schroffen Temperaturänderungen) „spontane" Entladungen auf. Die Reflexentladungen werden, ähnlich wie es GOTCH und BURCH versuchten, durch elektromagnetisch ausgelösten Pinseldruck auf die Stirngegend hervorgerufen.

Berechnet man die Rhythmenperiode aus den Intervallen, in denen sich die ersten 5 Entladungen folgen, so ergibt sich für eine Temperatur von 35° nach den Versuchen von KOIKE eine Periodendauer von nur 1,1 bezw. 1,3 σ. Bei 30° Körpertemperatur würde die Periode schon etwa 1,8 σ betragen, bei 25° etwa 2,6 σ, bei 20° 4 σ und bei 15° 8 σ. Daß GOTCH und BURCH bei 35° 3,6 σ, bei 30° 4 σ erhielten, dürfte wohl dadurch bedingt sein, daß die Forscher bei den Reflexentladungsversuchen die Tiere in zwei bootförmigen Netzhälften außerhalb des Wassers reizten. Einmal wird durch das Herausnehmen kurz vor der Reizung, ähnlich wie es DU BOIS-REYMOND beim Aufsetzen seiner Ableitungselektroden erwähnt, eine stärkere

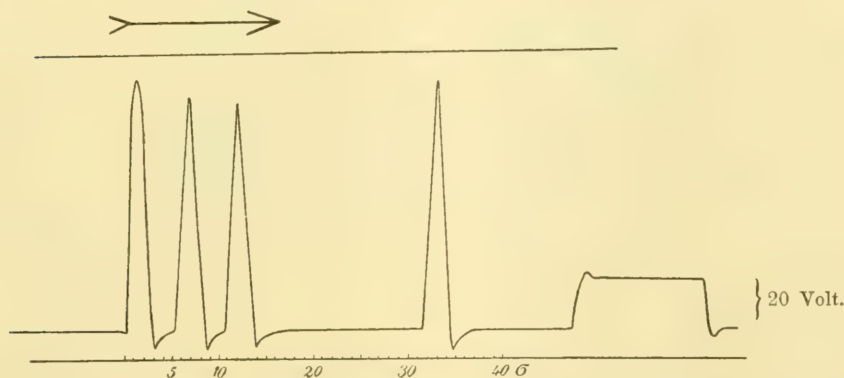


Fig. 58. Reflexentladung von *Malapterurus*, aufgenommen von CREMER mit dem Saitenelektrometer. Geschwindigkeit der Schreibfläche 1,85 m. Abgeleitete Organstrecke 13 mm. Verkleinerung auf $^2/_3$.

Entladung stattgefunden haben und damit eine gewisse Ermüdung des ganzen Apparates eingetreten sein. Andererseits kann aber je nach der Zeit des Heraushebens eine geringere oder stärkere Abkühlung des Tieres erfolgt sein.

Infolge des außerordentlich raschen Verlaufes des Schlages stellen alle, auch mit unseren neueren Saiteninstrumenten vorgenommenen

1) Daß die Zitterwelse in einer dem Körper eng anliegenden Höhlung sich ruhig verhalten, war schon nach einer Angabe BABUCHINS (10) zu vermuten, der erwähnt, daß sich die Tiere mit Vorliebe in Röhren und röhrenförmigen Tonscherben am Grund der Gewässer aufhalten. So brachte ihm auch eines Tages eine Frau einen Tonkrug, mit der Angabe, der Krug wäre behext. Es ergab sich, daß in demselben sich ein Zitterwels häuslich niedergelassen hatte. Bei den von mir gehaltenen Zitterwelsen tritt die gleiche Erscheinung hervor. In ihrem Bassin befinden sich einige mit Höhlungen versehene Ziegel, in denen sie sich den größten Teil der Zeit aufhalten, und in die sie sich jedenfalls bei Störungen von außen sofort zurückziehen.

Aufnahmen des Schlages nur eine unvollkommene Annäherung an den wahren Schlagverlauf dar. Noch am ehesten läßt sich wohl durch das Saitenelektrometer der Schlag direkt, d. h. ohne nachherige Korrektur der Kurve, ziemlich genau verfolgen. Herr Prof. Cremer hatte die große Güte, mir für die vorliegende Arbeit eine Originalaufnahme der Reflexentladung von *Malapterurus*, die er mit dem Saitenelektrometer gemacht hatte, zur Verfügung zu stellen. Beistehende Fig. 58 stellt eine sehr getreue Durchzeichnung der Originalkurve (Verkl. $^2/_3$) dar, nur ist, um Platz zu sparen, die Ein- und Ausschaltung einer elektromotorischen Kraft von 20 Volt unmittelbar hinter den Versuch in die Kurve eingezeichnet worden. Die Geschwindigkeit der Schreibfläche betrug 1,85 m (vgl. die am Fuße der Figur eingetragenen tausendstel Sekunden). Es ergibt sich, daß die Anstiegszeit des Schlages höchstens 1,45 σ beträgt — sie muß hier etwas kleiner sein, als die Zeit der Erhebung des Fadenbildes. Die ganze Dauer würde etwa nur 2,8 σ betragen, also Anstieg und Abstieg beinahe gleich lang sein. Die Periode, in der sich die Schläge folgen, beträgt hier 5,2 σ. Es würde das nach den Versuchen von Koike etwa einer Temperatur von 17,5^0 entsprechen. Die elektromotorische Kraft läßt sich für den ersten Schlag auf rund 45 Volt abschätzen. Da bei den Versuchen von Cremer zwischen den Ableitungselektroden nur eine Strecke von 13 mm lag, und man sehr wohl eine Organlänge von 13 cm bei größeren Versuchfischen annehmen darf, so würde sich für das ganze Organ, soweit man durch eine Nebenschließung die elektromotorische Kraft messen kann, eine elektromotorische Kraft von 450 Volt ergeben.

Von großem Interesse, schon im Hinblick auf die obengenannten Beobachtungen Bernsteins und Tschermaks, erscheint die Frage, ob mit Zunahme der Temperatur die elektromotorische Kraft des Organes zu- oder abnimmt. Zur Entscheidung reicht bei diesen außerordentlich rasch ablaufenden elektrischen Vorgängen eine einfache Verzeichnung des Schlages mit Saitengalvanometer oder Kapillarelektrometer nicht aus, sondern es ist erforderlich, mittels einer unter ganz den gleichen Bedingungen aufgenommenen Eichungskurve den Schlagverlauf zu analysieren. In einer der oben beschriebenen ähnlichen Weise wurde der Fisch in eine ihm ziemlich eng anliegende Paraffinkammer gebracht, deren vorderes und hinteres Ende durch ein weites Paraffinrohr mit den unpolarisierbaren Ableitungselektroden kommunizierte. Da in diesen Versuchen noch eine Nebenschließung des Fischkörpers durch das umgebende Wasser vorhanden war, so stellen die erhaltenen elektromotorischen Kräfte durchaus nicht die Maxima dar, die man in einer äußeren Ableitung beobachten kann. Sie sind aber, da der Fisch immer in der gleichen Lage gehalten wurde, gut miteinander vergleichbar. Um sicher zu gehen, wurden neben Versuchen am Saitengalvanometer, mit Ausmessung der Steilheit der Saitenbewegung, Aufnahmen am Kapillarelektrometer auf rasch bewegter Schreibfläche gemacht. Beistehende Figg. 59b und 60b zeigen die Analysen zweier Kapillarelektrometerkurven (vgl. die Originale 59 und 60)[1]. Bei der Temperatur von 34^0 liegt das Maximum der

1) Zur Beurteilung der Analyse müßten die zu jedem Versuch wegen der Widerstandsänderungen gemachten Eichungskurven mitabgebildet werden, doch habe ich hier davon absehen können, da dieses in der Originalmitteilung baldigst geschehen wird.

elektromotorischen Kraft bei 37,5 Volt, während bei 16° eine elektromotorische Kraft von 68 Volt gemessen wurde. Zugleich können die Kurven demonstrieren, welche gewaltigen Aenderungen im Rhythmus bei dieser Temperaturänderung auftreten. Alle die zahlreichen derartigen Versuche haben, soweit extrem hohe und extrem tiefe Temperaturen benutzt wurden, ergeben, daß die elektromotorische Kraft

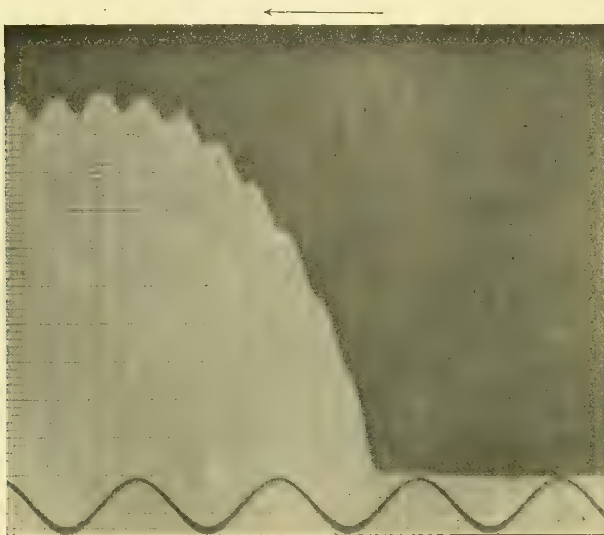


Fig. 59 a. Originalaufnahme von Herrn KOIKE des elektrischen Schlages des Zitterwelses bei 34°.

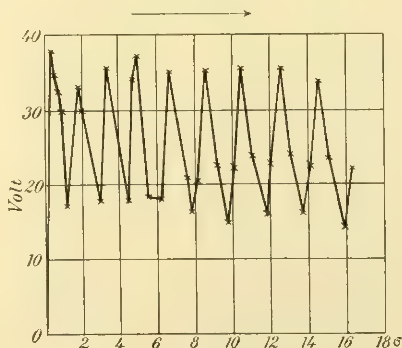


Fig. 59b.

bei der Abkühlung recht beträchtlich zunimmt. In Anlehnung an die Betrachtung von DU BOIS-REYMOND über die höhere elektromotorische Kraft und den größeren inneren Widerstand der elektrischen Fische des Süßwassers gegenüber dem elektrischen Organ der im Salzwasser lebenden Zitterrochen, könnte man meines Erachtens wohl sagen, daß die höhere elektromotorische Kraft bei niedrigerer Temperatur das Zeichen für eine Anpassung darstellt, ist doch bei niederer Temperatur der Leitungswiderstand des Flußwassers wesentlich höher, und dementsprechend wird die Stromdichte im umgebenden Medium verringert werden. Durch Verstärkung des Schlages würde also diese Herabsetzung der Wirkung kompensiert. Stimmen auch die Versuche KOIKES am Saitengalvanometer und Kapillarelektrometer unter sich gut überein, so ist für den Fall der höheren Temperatur bei dem

außerordentlich raschem Ablauf des Fischschlages die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß doch äußerst starke elektromotorische Kräfte eine äußerst kurze Zeit (beispielsweise 1/10 σ) eingewirkt haben. Da auch das von uns benutzte Kapillarelektrometer (ziemlich weite

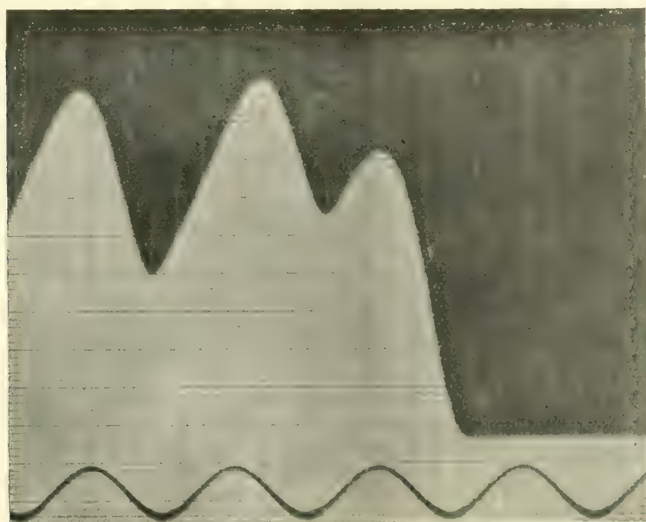


Fig. 60a. Aufnahme des Schlages des Zitterwelses von Herrn Koike bei 16°.

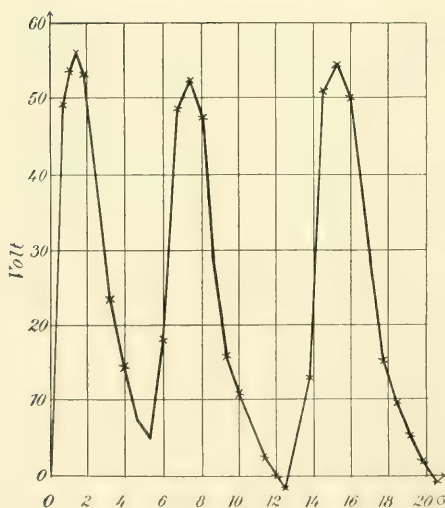


Fig. 60b.

Kapillare) an der Aichungskurve eine geringe Trägheit erkennen ließ (Anstieg im ersten Tausendstelsekunde nach Stromschluß noch nicht von maximaler Steilheit), so war es nicht ausgeschlossen, daß die tatsächlich gemessene geringere Steilheit der Kapillarelektrometerkurve des höher temperierten Organes durch die zu kurze Einwirkungsdauer der höchsten elektromotorischen Kraft bedingt war. Die Versuche werden gegenwärtig mit einer äußerst engen und steilen Kapillare, die selbst bei sehr raschem Gang der Schreibfläche noch keine Trägheitserscheinungen (Konkavität der Aichungskurve) erkennen läßt, von Herrn Koike wiederholt. Erst wenn diese Experimente in gleichem Sinne ausfallen, erscheint das obige Ergebnis völlig gesichert.

Wie schon der Schlagverlauf, so zeigen auch alle anderen elektrischen Erscheinungen am Welsorgan große Aehnlichkeit mit denen

bei *Torpedo*. So ist, nach Gotch und Burch (126) der Bestandstrom, wenn überhaupt ein solcher vorhanden ist, ganz geringfügig. Wie bei *Torpedo,* ist die Reizbarkeit des Nerven durch Induktionsschläge, was schon Du Bois-Reymond erwähnt, und Gotch und Burch bestätigen können, eine außerordentlich geringe. Tritt eine Erregung auf, so ist der resultierende Schlag in der Regel ein mehrfacher. Das gleiche gilt für die sogenannte direkte Organreizung mit dem Induktionsschlag, bei der die genannten Forscher z. B. eine 5-fache Antwort nachweisen konnten. Für die Möglichkeit der Erregung eines Organes durch seinen eigenen Aktionsstrom wird als Beispiel angeführt, daß ein Organstück, das nach Reizung seines Nerven schlägt, in einem benachbarten Organstück, dessen Nerv zuvor abgetrennt ist, einen Schlag auslöst, unabhängig davon, ob der Schlag des ersteren Organteiles homodrom oder heterodrom den zweiten Teil durchsetzt. Uebrigens ist für die heterodrome Richtung eines reizenden Induktionsschlages das Organ etwas empfindlicher. Wie bei *Torpedo* existiert nach Gotch und Burch auch hier keine Irreziprozität des Widerstandes. Sie ist vorgetäuscht durch die einem Induktionsschlag folgenden Organschläge. Auch die bereits von Du Bois-Reymond (42) beobachtete Polarisation des Zitterwelsorganes entspricht immer einem homodromen Strom, unabhängig davon, in welcher Richtung der Reizstrom das Organ durchsetzt hat. Endlich sei hier noch erwähnt, was für spätere Deutungsversuche von Interesse sein dürfte, daß bei Abkühlung des Organes nach Gotch und Burch (Proceed., Vol. 65) die direkte und die indirekte Erregbarkeit gleichzeitig verschwanden. Es entspräche das, wie die genannten Forscher auch hervorheben, meinen Beobachtungen an *Torpedo*-Organen, bei denen längere Zeit nach Nervendurchschneidungen ebenfalls direkte und indirekte Erregbarkeit gleichzeitig vernichtet ist.

Gotch und Burch erklären in ihrer großen Arbeit mit Recht, daß man beim *Malapterurus* mit seiner einzigen Ganglienzelle sehr wohl in der Lage wäre, den Entladungsrhythmus der Ganglienzelle zu verfolgen. Bei den Reflexentladungen erhielten sie in Intervallen von $^1/_{12}$—$^1/_{13}$ Sekunde Schlagreihen. Diese sind nach ihnen, wie schon oben erwähnt, die zentralen Rhythmen. Die sich rasch folgenden Einzelschläge aber werden von ihnen durch Autotetanisation des Organes erklärt, weil man durch einzelne Induktionsschläge bei Nerven- oder Organreizung die gleichen Rhythmen erhält. Dabei haben die Forscher die Möglichkeit nicht in Betracht gezogen, auf die ich (108) speziell durch meine Versuche am Warmblütermuskel und -nerven geführt wurde, daß den verschiedenen Teilen eines Leitungssystems die gleiche Periodik innewohnen könne. Auch ist in Analogie zu den Erregbarkeitsunterschieden in den verschiedenen Abteilungen der Herzmuskulatur sehr wohl daran zu denken, daß in der Kette irritabeler Substanzen, Ganglienzelle, Nerv, Muskel bezw. elektrisches Organ die zentralen den raschesten Eigenrhythmus besitzen, und daß gegen die Peripherie zu, der Eigenrhythmus, wie er hier durch inadaequate Reizung hervorgebracht wird, zunehmend langsamer ist, daß aber bei der raschen Innervationsfolge vom Zentralorgan aus, namentlich anfangs, das periphere Organ, gewissermaßen in erzwungenen Schwingungen, in dem raschen ihm mitgeteilten zentralen Rhythmus sich betätigt. Durch die Güte von Herrn Prof. Cremer in die Lage gebracht, in Gießen an Zitterwelsen arbeiten zu können, habe

ich versucht zu entscheiden (116), ob der außerordentlich rasche Rhythmus in den einzelnen Schlagreihen nicht ebenso gut, wie er nach Gotch und Burch in der Peripherie entsteht, auch von der Ganglienzelle ausgehen kann.

Der Versuchsplan war relativ einfach. Zahlreiche Vorversuche hatten mir ergeben, daß die Welse starke Temperaturänderungen auch einzelner Körperteile sehr gut vertragen, wenn nur die Temperaturänderung langsam vollzogen wird. Kühlt man also den Kopf des Tieres mit den Kiemen stark ab, so steht zu erwarten, daß die am Anfang der Medulla gelegene Ganglienzelle, zu der ja auch das Kiemenblut ziemlich direkt gelangt, durch dieses sowohl wie durch direkte Leitung stark gekühlt wird. Andererseits kann man das ganze Organ dadurch erwärmen, daß man um den Fischkörper vom Schwanz bis herauf zu den Brustflossen Wasser leitet, dessen Temperatur 32—35 ° beträgt. Gehen die Einzelerregungen vom Organ aus, so müßte bei der Erwärmung die Frequenz zunehmen; gehen sie von dem gekühlten Kopfteil des Fisches aus, d. h. von der Ganglienzelle, so müßte unter den genannten Versuchsbedingungen die Frequenz abnehmen. Es ist das Verfahren also dem von Buchanan (59) analog, Rückenmark und Muskel des Frosches verschiedener Temperatur auszusetzen und dann die Periode der Reflexentladungen festzustellen. Beifolgende Figuren zeigen das Resultat eines solchen Versuches. In Fig. 61 war der Kopfteil in Wasser von 25 °, während der ganze übrige Körper von nahezu gleich temperiertem Wasser, nämlich 24,5 und 23,5 °, umspült wurde. In Fig. 62 ist der Kopfteil auf 15,9 ° gekühlt, während der übrige Körper einer Temperatur von 31,5 bezw. 33,5 ° ausgesetzt war. In Fig. 63 endlich war die Temperatur des Kopfes noch weiter herabgesetzt worden, auf 13 °, während hinten die Temperatur 30,5 bezw. 32,0 ° betrug. Man sieht sehr deutlich, wie die Frequenz ganz außerordentlich stark durch die Abkühlung herabgesetzt wird. Vgl. die Ordinaten, deren Abstand einem Wert von 1,1 σ entspricht. 1 Schwingung der Zungenpfeife entspricht $^1/_{148}$". Als Mittel aus den 3 ersten Intervallen jeder Kurve ergibt sich z. B. für Kurve 61: 2,4 Skalenteile = 2,6 σ, für Kurve 62: 5,2 Skalenteile = 5,7 σ und für Kurve 63: 7,9 Skalenteile = 8,7 σ[1]). Unter Umständen konnte ich sogar in anderen Versuchen nach starker Abkühlung des Kopfes auf den relativ seltenen Schlägen kleine Zacken aufgesetzt finden, die auf Grund der Periodengröße in diesem Falle dem vom zentralen Teile abweichenden Rhythmus des erwärmten Organes entsprechen dürften. Es ist damit zugleich auch gezeigt, daß durch eine natürliche Innervierung, ganz so, wie es Gotch und Burch bei Nervenreizung durch Induktionsschlag sahen, der Organrhythmus ausgelöst werden kann. Die geschilderten Versuche, ich

1) Im einzelnen wurden für die Rhythmen folgende Werte gemessen:

in Fig. 61		in Fig. 62		in Fig. 63	
in Skalenteilen	in tausendstel Sekunden	in Skalenteilen	in tausendstel Sekunden	in Skalenteilen	in tausendstel Sekunden
2,5	2,8	5,0	5,5	6,7	7,4
2,3	2,5	5,0	5,5	8,0	8,8
2,3	2,5	5,6	6,2	9,0	9,9
2,3	2,5	5,8	6,4		
2,4	2,6				
2,7	3,0				

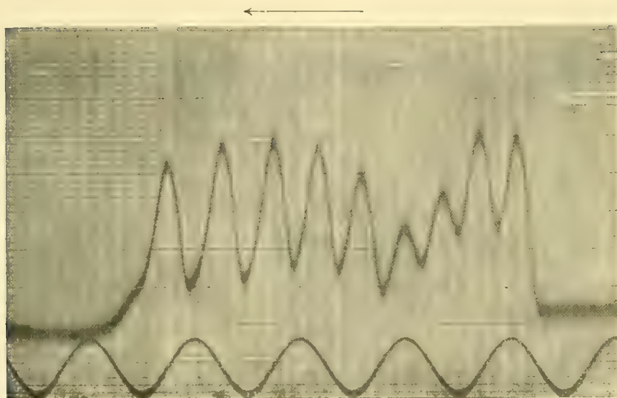


Fig. 61. Kopfteil bei 25°, Körper bei 24,5°.

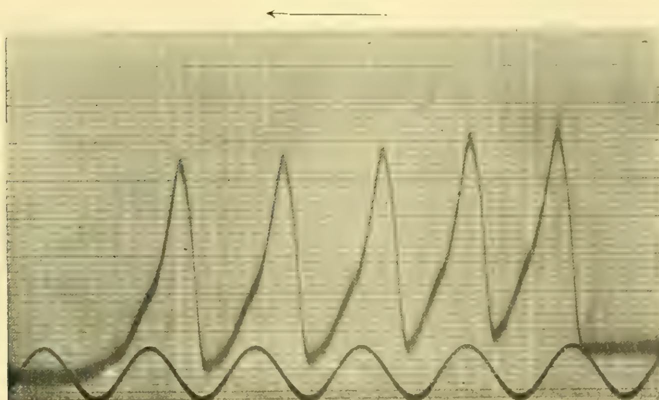


Fig. 62. Kopfteil bei 15,9°, Körper bei 31,5—33,5°.

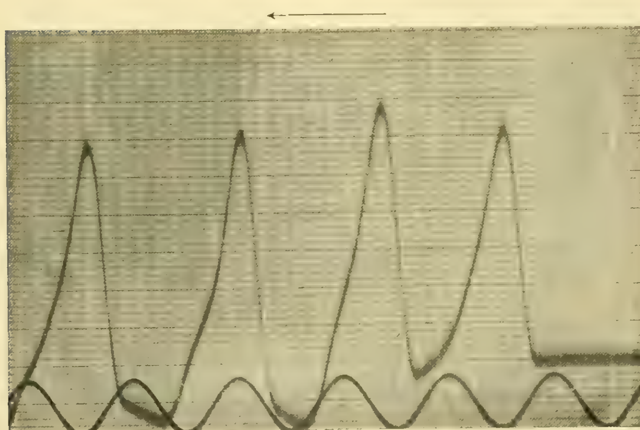


Fig. 63. Kopfteil bei 13°, Körper bei 30,5—32,0°.

Fig. 61, 62 und 63. Originalaufnahmen der reflektorischen elektrischen Entladungen des Zitterwelses.

habe von diesen sehr zahlreiche mit dem gleichen Erfolg anstellen können, ergeben zunächst, daß bei Kühlung des Kopfes der ganze Hauptteil des Organes in dem langsamen Rhythmus schlägt, der hier als Organrhythmus nur dem allerersten Anfang des Organes auf dem Kopf und hinter den Kiemen zukommen könnte. Ist es auch nicht wahrscheinlich, daß die von der gekühlten Ganglienzelle kommende Erregung in dem erwärmten Organ nicht mehr imstande wäre, den Schlag auszulösen, und daß der ganze Hauptteil des Organes jetzt erst durch den Schlag des vordersten Organteiles erregt würde, so mußte doch gerade im Anschluß an die Versuche von Gotch und Burch der Rhythmus des vorderen Organteiles ausgeschlossen werden. Dieses konnte durch Durchschneidung der vordersten Nervenäste des N. electricus erreicht werden.

Kühlt man, wie die eben genannten Forscher ebenfalls schon erwähnt haben, einen Wels bis auf etwa 10° ab, so tritt ein lähmungsartiger Zustand ein, in dem sich Operationen leicht ausführen lassen. Ich habe nach dieser Methode die Tiere „narkotisiert" und konnte unschwer die ersten Aeste des Nervus electricus beiderseits durchschneiden. Das so operierte Tier überstand nach sorgfältiger Hautnaht den Eingriff gut und gab auch jetzt noch bei Abkühlung des Kopfes und Erwärmung des ganzen übrigen Tierleibes eine entsprechende Verlangsamung des Rhythmus [1]). Wir haben also in diesen raschen periodischen Schlägen zum erstenmal mit Sicherheit den Ausdruck für die Perioden, in denen die Erregungen von einer Ganglienzelle ausgehen können. Die rascheste Folge war 1,1 σ bei 35°. Es liegt mir natürlich fern, die Beobachtung auf die periodischen Innervationen der Ganglienzellen der Warmblüter zu übertragen. Immerhin ist es doch bemerkenswert, daß sich bei dem Warmblüter-nerven bei Reizung mit dem konstanten Strom Perioden beobachten ließen, die bis auf 1,5 σ herabgingen.

Ferner ließ sich, wie ich in meiner demnächst erscheinenden Mitteilung in der Zeitschrift für Biologie ausführen werde, durch gleichzeitige Registrierung der Schläge beider Organe nachweisen, daß die beiden Riesenganglienzellen bis auf Bruchteile von 1 σ genau gleichzeitig ihre Organe innervieren, was u. a. für die physiologische Wirkung des Schlages von Bedeutung ist.

d) Die elektrischen Organe von *Raja* und *Mormyrus*.

Von Robin (199) wurde bereits 1865 nachgewiesen, daß das Schwanzorgan des Rochen elektrische Ströme erzeugt, wenn auch die Stärke derselben weit hinter denen der anderen elektrischen Fische zurücksteht. Der gleiche Nachweis wurde von Babuchin (10) an dem elektrischen Organ des *Mormyrus* geliefert. Und da er selbst früher auch am Schwanz eines großen Rochen in Frankreich die Elektrizitätsproduktion nachweisen konnte, so sprach er den Satz aus: „es existieren keine pseudoelektrischen Organe, es gibt nur große und starke, kleine und schwache elektrische Organe." Gerade diese letzteren verdienen aber wegen ihrer nahen Verwandtschaft zur Musku-

---

1) Daß der vordere Teil des elektrischen Organes ausgeschaltet war, ging auch daraus hervor, daß am operierten Tier nur bei Berührung des hinteren Teiles merkliche Schläge wahrgenommen werden konnten.

latur eine besondere Beachtung. Bei den früher als pseudoelektrischen Organen bezeichneten Apparaten der schwach elektrischen Fische tritt die Umwandlung der Muskelsubstanz zur Plattengrundsubstanz, wie BABUCHIN nachweisen konnte, erst in der postembryonalen Zeit auf, während sich bei den starkelektrischen Fischen jene Umwandlung schon in der frühen Embryonalzeit vollziehen muß. Bei der Beobachtung des ganz durchsichtigen Schwanzes eines jungen Rochen fand BABUCHIN, „daß anstatt des pseudoelektrischen Organes nur Muskelfasern da waren, welche sich sowohl willkürlich, als auch bei galvanischer Reizung heftig kontrahierten". Und an anderer Stelle erwähnt er, daß noch an den kolbenförmigen Muskelfasern, die den Uebergang zu den elektrischen Platten darstellen, Kontraktion auf galvanische Reizung eintrat. Beim Schwanzorgan des Rochen gehen die elektrischen Platten aus den Muskelfasern des Musculus sacrolumbalis hervor, und man kann hier, da schwanzwärts ältere Umwandlungsstadien liegen, an ein und demselben Präparate die verschiedenen Umwandlungsformen beobachten. Die Umbildung der Muskelfasern in eine Platte ist später noch von EWART (93) und ENGELMANN (90) eingehend untersucht worden.

Am fertigen Rochenorgan steht die Plattenebene senkrecht zur Längsachse des Körpers, und die aus den Platten sich zusammensetzenden Säulen erstrecken sich vom Musculus sacrolumbalis aus bis zum Ende des Schwanzes. Wie beistehender Querschnitt des Rochenschwanzes nach BURDON-SANDERSON und GOTCH (67) zeigt (Fig. 64), nehmen die beiden

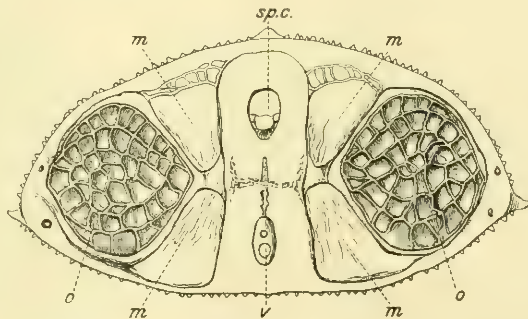


Fig. 64. Querschnitt von *Raja batis*. *O* Querschnitt der Organe.

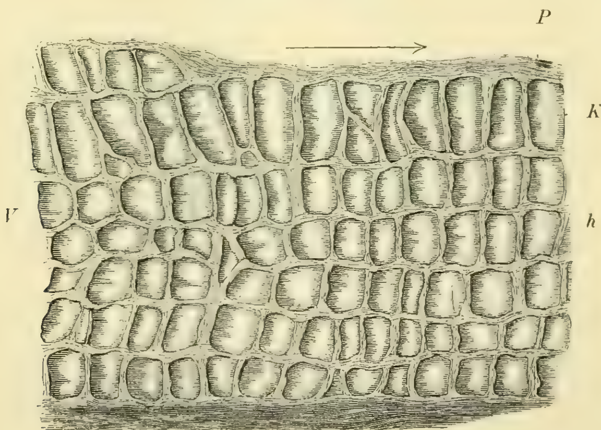


Fig. 65. Längsschnitt durch das elektrische Organ von *Raja batis*. *K* Kästchen, *P* elektrische Platte.
(Aus BURDON SANDERSON und GOTCH, On the electrical organ of the kate. Journ. of Physiol., Vol. 9 [1888], p. 137).

elektrischen Organe einen großen Teil der Fläche ein. Im Längsschnitt (Fig. 65) erkennt man wiederum die gleiche Kästchenanordnung, wie sie oben beim Zitteraal z. B. beschrieben wurde. An der Vorderseite jeder Platte, die nahe an der Zwischenwand eines jeden Faches liegt, befindet sich die Nervenendausbreitung. Da der Schlag des Organes im Tier von vorn



Fig. 66. Vertikaler Durchschnitt senkrecht zu den Flächen der Platte durch den Inhalt einer Bindegewebskammer. Bei *G* vorderes, bei *G'* hinteres Gallertgewebe, *P* elektrisches Element oder elektrische Platte, *VR* vordere, *HR* hintere Rindenschicht, *J* lamelläre Innensubstanz. Sublimat. Hämatoxylin nach Heidenhain. Eosin. Zeiß, Obj. A, Ok. 4. (Aus Ballowitz, Ueber den feineren Bau des elektrischen Organs des gewöhnlichen Rochen. Anat. Hefte Merkel-Bonnet, Fig. 1, Taf. XIX/XX, Wiesbaden, Bergmann, 1897.)

nach hinten gerichtet ist, so trifft auch hier die Pacinische Regel zu. Beistehende Fig. 66 zeigt einen Plattendurchschnitt bei schwacher Vergrößerung nach Ballowitz (17). *G* stellt das vordere, *G'* das hintere Gallertgewebe dar, in dem das elektrische Element oder die elektrische Platte *P* liegt. Die lamelläre Innensubstanz der Platte *J* ist von

einer vorderen und hinteren Rindenschicht *VR* und *HR* eingeschlossen. Die letztere mit den Nervenendigungen ist in beistehender Fig. 67 nach BALLOWITZ wiedergegeben. Die Nervenendigung *Ne* liegt hier der vorderen Grenzmembran, dem Elektrolemm (*S*), wie es BALLOWITZ bezeichnet auf, und dieses scheint mit dem sehr schön ausgebildeten BOLLschen Stäbchen in Zusammenhang zu stehen. BALLOWITZ betont, daß auch hier die Stäbchen an vielen Stellen auftreten, wo sich keine Nervenendigungen befinden, beide Bildungen voneinander also unabhängig erscheinen.

Die oben genannte lamelläre Schicht stellt das Residuum der ursprünglichen Muskelfaser dar und besteht aus dünnen, stark lichtbrechenden Lamellen, die sich nach ENGELMANN (90) auf die isotropen Bestandteile des Muskels zurückführen lassen und aus dicken, schwach lichtbrechenden Teilen, die den anisotropen Schichten der quergestreiften Muskeln homolog sind. Mit Recht bemerkt BALLOWITZ, daß Nervennetz, Stäbchen und feinfädiges Netzgerüst (hier in den Rindenschichten vertreten) sich ebenso bei diesen schwach elektrischen

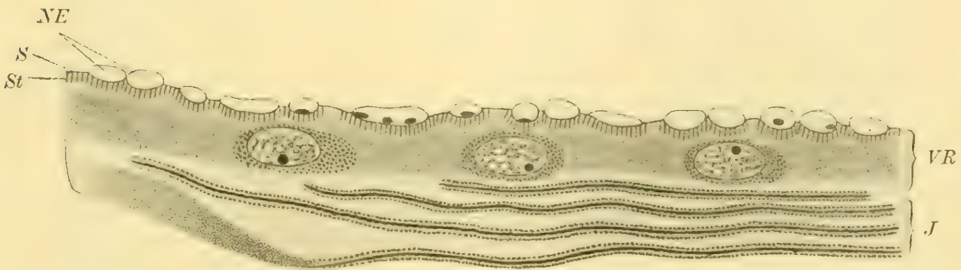


Fig. 67. Schnitt senkrecht zur Oberfläche durch die vordere Rindensubstanz (*VR*). Bei *J* sind noch einige Lamellen der Innensubstanz *J* mitgetroffen, von denen die untere links von der Fläche sichtbar wird (Punktierung des Flächenbildes). In der Rindensubstanz 3 Zellen mit abgeplattetem großen Kern mit deutlichen Kernkörperchen. Bei *S* vorderes Elektrolemm in Verbindung mit den Nervenendigungen (*NE*), in letzteren intensiv gefärbte Körnchen. Bei *St* Zone der elektrischen Stäbchen. Sublimat-Hämatoxylin, Wasser. (Aus BALLOWITZ, Ueber den feineren Bau des elektrischen Organes des gewöhnlichen Rochen. Anat. Hefte MERKEL-BONNET, Fig. 3, Taf. XIX/XX, Wiesbaden, Bergmann, 1897.)

Fischen, wie bei den stark elektrischen Fischen findet. Diese Bestandteile könnten also als für die elektrischen Organe charakteristisch gelten. Die geringfügigen Unterschiede, die bei stark und schwach elektrischen Fischen bestehen, weisen vielleicht aber darauf hin, daß wir die für die elektromotorische Kraft wichtigsten Einzelheiten bisher noch nicht kennen.

BURDON-SANDERSON und GOTCH (67 u. 68) haben mit Kapillarelektrometer und Telephon den Schlag von *Raja* beobachtet. Es läßt sich der Schlag leicht reflektorisch auslösen, besonders durch Kratzen der Rückenhaut. Aber auch bei direkter Reizung des Rückenmarkes erhält man eine lange, über $^1/_{10}$ Sekunde anhaltende Ablenkung des Galvanometers. Die Verff. vermuten schon, daß es sich auch hier um eine Reihe rasch folgender Erregungsvorgänge handelt. Da sehr zahlreiche einzelne Nervenfaserbündel zu dem Organ ziehen, so ist eine Reizung des ganzen Organes von seiten der Nervenfasern aus schwer auszuführen. Die Autoren geben an, daß sich die Er-

regung auf die Scheiben beschränkt, zu denen die gereizten Nervenfasern ziehen. Es würde also hier, wenigstens bei der betreffenden Versuchsanordnung, die elektromotorische Kraft nicht ausreichen, das übrige Organ zu erregen, was ja, wie dieselben Forscher später gesehen haben, bei einem stark elektrischen Fisch, wie dem Zitterwels, sehr wohl möglich ist. Daß es sich bei den Reflexentladungen doch wohl auch um einen sehr raschen Rhythmus handelt, geht unter anderem aus folgender Kapillarelektrometerbeobachtung hervor. „After remaining for a moment in rapid oscillation it descended in steps.“ Auch bemerken sie, daß die Reflexentladung den Charakter eines unregelmäßigen Tetanus besäße, und selbst wenn das Froschmuskelpräparat bei Einschaltung in den Organkreis auch scheinbar eine Einzelzuckung gibt, so ist dieselbe doch so lang, als ob sich zwei Reize in einem Intervall von $^1/_{15}$—$^1/_{20}$ Sekunde gefolgt wären.

Die elektromotorische Kraft beträgt nach den letztgenannten Untersuchungen der Forscher beim Schlag für eine Organlänge von 5 cm 1,79 D. Es würde das pro Scheibe eine elektromotorische Kraft von mindestens 0,02 D ergeben. Es wäre demnach die elektrische Platte auch an diesem Organ garnicht so unvollkommen, sondern nur das ganze Organ ist unvollkommen, wegen der verhältnismäßig niedrigen Plattenzahl. Am Schluß dieser letzten Mitteilung wird der Rhythmus der Reflexentladung auf 8—25 pro Sekunde angenommen. Wie bei den anderen Fischarten konnten die genannten Forscher auch hier nachweisen, daß eine wahre Irreprozität des Widerstandes nicht besteht. Bemerkenswert ist auch die Uebereinstimmung mit stark elektrischen Organen, daß ein durch das Organ geschickter Induktionsschlag erst nach 5 σ Latenz eine Organantwort auslöst. Ist auch mit neueren Methoden der Schlagverlauf noch nicht verfolgt worden, so ist es doch höchst wahrscheinlich, daß auch hier der Einzelschlag von kürzerer Dauer ist als 20—30 σ, wie es noch Burdon-Sanderson und Gotch anzunehmen scheinen.

Unsere Kenntnisse über die Physiologie des elektrischen Organes der Mormyriden sind außerordentlich gering, vermutlich weil die Tiere, im Gegensatz zu *Malapterurus*, sehr hinfällig sein sollen. Die elektrische Natur der Organe wurde von Babuchin (10) 1877 sichergestellt. Derselbe konnte nachweisen, daß ein auf den Schwanzteil, dem Ort der elektrischen Organe gelagertes Nerv-Muskelpräparat des Frosches durch den Schlag erregt wurde. Ferner hat Fritsch (99) später (1891) nachgewiesen, daß die Pacinische Regel auch beim *Mormyrus* zutrifft.

Die Organe bilden vier walzenförmige oder prismatische Körper im Schwanzteil. Die Längsachse dieser Säulen liegt in der Längsachse des Fisches. Auch sie enthalten Fächer verschiedener Weite, in denen sich je eine Platte befindet. Die Plattenebene steht also auch hier senkrecht zur Längsachse des Tieres. Nach Ogneff (180) würden bei der einen *Mormyrus*-Art, *Phragrus dorsalis*, auf 4,75 cm Organlänge 160 Platten kommen, ebenso auch bei *Mormyrus oxyrhynchus*, während bei *Mormyrus longipinnis* auf 11 cm Organlänge 154—160 Platten gezählt wurden. Beim Wachstum des Tieres werden die Platten dicker, ohne an Zahl zuzunehmen, also auch hier gilt der Babuchin-delle Chiajesche Satz von der Präformation der elektrischen Elemente. Die beste Beschreibung vom Bau des elektrischen Organes von *Mormyrus oxyrhynchus* verdanken wir Schlichter (206),

der unter Leitung von BALLOWITZ die Untersuchung ausführte. Jede Platte besteht aus 3 Schichten, vordere und hintere Rindenschicht, und eine mittlere Schicht, die zwei Lagen quergestreifter Muskelfibrillen enthält. Wie schon BABUCHIN 1872 betonte, unterscheidet sich die *Mormyrus*-Platte von den der übrigen elektrischen Fische dadurch, daß sie nicht aus einer einzigen, sondern aus mehreren Muskelfasern hervorgegangen ist. Die Stäbchen finden sich hier sowohl in der vorderen glatten Rindenschicht, als auch in der hinteren papillentragenden Rindenschicht. Sie werden aber nach den Papillen zu kürzer und verschwinden an diesen schließlich ganz. Diese Fortsätze konfluieren mehrfach und an sie legen sich die Nervenendigungen an. Volle Klarheit über die letzten Nervenendigungen ist auch durch diese letzte Untersuchung noch nicht erzielt worden. Endlich sei nur noch kurz erwähnt, daß bezüglich des Nerveneintrittes in die Platte nach OGNEFF (180) bei den verschiedenen *Mormyrus*-Arten Unterschiede bestehen. So tritt der Nerv bei einigen vorn an die Platte heran, die Nerven durchbohren die Platte und spalten sich nun erst in bogenförmige Zweige, um auf die hintere Plattenfläche überzugehen.

Die als vordere Wurzeln austretenden Nervenfasern entspringen nach FRITSCH aus mächtigen Ganglienzellen des Rückenmarkes, welche an bestimmten Stellen die graue Substanz des Rückenmarkes gänzlich ausfüllen. Auch hier scheint ein direkter Zusammenhang der Ganglienzellen durch die Protoplasmafortsätze zu bestehen.

Der zu den Mormyriden gehörende *Gymnarchus niloticus* soll ein verhältnismäßig lang ausgedehntes elektrisches Organ besitzen, doch fehlen uns noch weitere Kenntnisse über die Leistungen desselben.

Die relative Immunität der elektrischen Fische gegen ihren eigenen Schlag.

Für den gewaltigsten der elektrischen Fische, den Zitteraal, wird von DU BOIS-REYMOND (202) angegeben, daß ein zweites Tier der gleichen Gattung, wenn man es zu einem stärkeren Exemplar hinzusetzt, keine Spur einer Reaktion zeigt. Dagegen wird beim Zitterwels beobachtet, daß er beim Schlag eines Genossen zurückfährt und bei *Torpedo* gibt SCHÖNLEIN (207) z. B. an, daß die Reizung des elektrischen Nerven bei der Durchschneidung eine Kontraktion der Muskeln des Flossensaumes herbeiführt. In gleicher Weise konnte ich auch beim Wels sehen, daß bei Durchschneidung eines Aestchens des elektrischen Nerven das Tier leicht zusammenzuckt. Auch hier handelte es sich um eine Reizung außerhalb des Wassers. Daß das namentlich bei Seetieren infolge der guten Nebenschließung ziemlich viel ausmacht, geht aus der Beobachtung STEINERS (214) hervor, daß ein ganz frischer *Torpedo* außerhalb des Wassers bei jedem Schlag Zuckungen seiner Muskulatur erkennen läßt. Aber auch im Wasser kann man nach STEINER ein leichtes Zusammenfahren des zweiten Fisches beim Schlag des ersten beobachten. Beim Wels läßt sich, wie GOTCH angibt (1885), ein Rückwärtslegen der Fühler und eine geringfügige Schwanzbewegung beim Schlagen erkennen.

Die Tiere sind also nicht absolut, sondern nur relativ immun, wie auch aus dem Versuch von DU BOIS-REYMOND hervorgeht (Ges. Abh., p. 640), Welse und andere Fische zugleich einem elektrischen

Bad auszusetzen. Die Welse schwammen ruhig umher bei Intensitäten des faradischen aber auch konstanten Stromes, die für einige andere Fischarten bereits tödlich werden konnten. Bei hoher Reizintensität lassen sich jedenfalls auch bei den elektrischen Fischen Reizerscheinungen beobachten. So haben Gotch und Burch Reflexentladungen bei elektrischer Hautreizung vom Wels erzielt. Ich selbst konnte z. B. auch bei Einschaltung von 80 Volt in einen Stromkreis, in dem sich der Wels bereits befand, häufig der Eichungskurve eine Reflexentladung folgen sehen.

Die Erklärung der relativen Immunität wird, wie schon Du Bois-Reymond andeutet, wohl darauf hinaus kommen, die höhere Reizschwelle bei den verschiedenen Organen der elektrischen Fische zu erklären. Dieser Unterschied der Reizschwelle wird schon durch einen Versuch von Steiner illustriert. Es trat bei einer *Torpedo* in einem elektrischen Bad erst bei 4 Bunsenelementen im Moment des Stromschlusses ein Zusammenzucken auf, während andere Fische schon bei einem Bunsenelement die gleichen Reaktionen zeigten. Boll (44) weist zur Erklärung der höheren Reizschwelle auf die verhältnismäßig großen Dimensionen von Ganglienzellen und Nervenfasern hin. Man wird wohl fernerhin annehmen dürfen, daß die äußeren Hüllen der verschiedenen erregbaren Gebilde bei den elektrischen Fischen verhältnismäßig gut leiten, im Vergleich zum lebendigen Protoplasma oder vielleicht besser, daß die Grenzschicht des erregbaren Protoplasmas ein verhältnismäßig schlechter Leiter ist (Membran mit nur geringer Ionendurchlässigkeit).

C. Hinweis auf einige elektrische Erscheinungen an Pflanzen, die mit den elektrischen Vorgängen an tierischen Zellen übereinzustimmen scheinen.

In der neueren Zeit wird für zahlreiche elektrische Vorgänge im Pflanzenreich dieselbe Ursache angenommen, die wir in der lebenden Tierzelle als Ursache der elektromotorischen Kräfte annehmen. So betont Pfeffer (190), „daß, soweit Ionen (Elektrolyte) in Betracht kommen, jeder chemische Prozeß mit einem elektrischen Vorgang verknüpft ist“. Insbesondere wird aber auch für die Plasmahaut der Pflanzen, wie man es jetzt für die Membranen der Tierzelle annimmt, von Pfeffer beispielsweise angenommen, „daß nur die eine Art von Ionen hindurchwandert, und daß auf diese Weise (wie auch schon durch die ungleiche Wanderungsschnelligkeit der Ionen) ein elektrischer Unterschied geschaffen wird“. Die Entstehung solcher echten Zellströme wird, wie bei den tierischen Zellen, daran geknüpft sein, daß in ein und demselben protoplasmatischen Kontinuum die chemischen Prozesse lokal in verschiedener Weise ablaufen. Hierbei können sehr wohl, wie es beispielsweise Biedermann (Elektrophysiol. p. 445) annimmt, nicht nur zwischen Zellen, sondern zwischen Zellterritorien eines Pflanzenorganes Unterschiede im Chemismus als Ursache angesehen werden, wissen wir doch, wie z. B. Fitting (97) betont, daß durch die Plasmafäden (Plasmodesmen) und speziell bei den Gefäßbündeln durch die Siebröhren eine weitgehende Verbindung des Protoplasmas gewahrt ist.

Andererseits ist es sehr wohl möglich, daß verschiedenartige physikalische Vorgänge bei den Pflanzen, wie wir es im Tierreich kennen, der Quell elektromotorischer Kräfte werden. So wurde von Kunkel (160) die Wasserbewegung auf Grund der von ihm beobachteten Imbibitionsströme an toten Gebilden für die meisten elektrischen Erscheinungen bei den Pflanzen verantwortlich gemacht. Da, wie wir jetzt wissen, die elektrischen Vorgänge den mechanischen Erscheinungen in der Regel vorauseilen [vgl. unten Sanderson (169): *Dionaea muscipula* und Hörmann (152): *Nitella*] ebenso, wie es bei den tierischen Zellen bekannt ist, so sind zum mindesten die durch Wasserbewegung erzeugten Potentialdifferenzen viel seltener vorhanden, als man früher annahm. Aber auch Erscheinungen statischer Elektrizität dürften nach den Beobachtungen von Keller (154b) im Pflanzenreich in Betracht kommen, in ähnlicher Weise, wie wir es oben bei Haut- und Horngebilden der Tiere kennen gelernt haben.

Bestandströme an Pflanzen.

In älterer Zeit wurde schon mehrfach die Beobachtung gemacht, daß bei den Pflanzen, wie z. B. Buff (62) 1854 beschreibt, die Wurzel sich gegen die Spitze negativ verhalten solle, auch bereits ohne Verletzung. Andererseits betont er auch schon, daß jede Verletzung, ganz wie wir es bei den tierischen Zellen kennen, den verletzten Teil stark negativ gegen den unverletzten macht. Der in der Pflanze von der Wurzel bis zur Spitze gehende Strom ist aber möglicherweise, wie Hermann (148) in Uebereinstimmung mit Sachs vermutet, garnicht als ein „Bestandstrom ohne Verletzung" anzusehen, sondern wäre die Folge der Verletzung kleinster Wurzeln usw. Jedenfalls erhält man nach Hermann sehr starke Ströme, wenn man eine Stelle der Pflanze verletzt. So konnte der genannte Forscher an Pilzstielen bei Längsquerschnittsableitungen elektromotorische Kräfte von 0,01 bis 0,08 D nachweisen. Kochen des betreffenden Teiles hebt den Demarkationsstrom auf. Immerhin sind die elektromotorischen Vorgänge resistenter, als an der tierischen Zelle. Temperaturen von 40 bis 60° heben zwar einen bestehenden Demarkationsstrom auf, doch läßt sich durch einen neuen Querschnitt bei dieser Temperatur wiederum ein Demarkationsstrom herbeiführen.

Trotz der erwähnten Bemerkung Hermanns ist doch wohl an den Pflanzen vielfach auch ein Bestandstrom, insbesondere an bestimmten Organen vorhanden, ohne daß irgendeine Verletzung in Betracht kommt. Auch hierfür würde ja durch die Drüsen- und Netzhautströme des tierischen Körpers eine Parallele gegeben sein. So wird neuerdings von Dubois (82) bei der Karotte ein Strom beschrieben, der an der intakten Wurzelknolle von der untersten Spitze gegen den Blattansatz verläuft. Er führt diesen Strom auf die kapillare Wasserströmung, die ja überwiegend nach aufwärts geht, zurück (Courant trophique). Neben diesem kann man sehr leicht noch einen Wundstrom erhalten, wenn man an irgend einer Stelle einen Querschnitt anlegt. Leitet man von zwei Querschnitten eines Knollenstückes ab, so verhält sich der obere Querschnitt gegen den unteren negativ, infolge des ja auch jetzt vorhandenen courant trophique. An dem Blattorgan hat man vielfach ohne jede Verletzung einen Bestandstrom nachweisen können. So erwähnt schon Kunkel, daß der Blatt-

nerv sich positiv gegen die grüne Blattfläche verhält. Wir verdanken ihm hierbei auch eine wichtige methodische Bemerkung. Benetzt man zwei Stellen eines Blattes, zeitlich nacheinander, mit Wasser, so verhält sich die länger benetzte stets positiv gegen die nur kürzere Zeit benetzte. Es kann auf diese Weise die Richtung des Blattstromes sogar umgekehrt werden. Auch an dem durch seine aktiven Bewegungen bekannten Blatte der *Dionaea muscipula* konnte Munk (173) ohne jede Verletzung und Reizung, wenn man nicht das Anlegen der Elektroden hierzu rechnen will, einen Bestandstrom beobachten, der im Blatte vom Stiel gegen die Spitze verlief (0,04—0,05 D). Burdon-Sanderson (69) hat hier unter möglichst günstigen Umständen einen Strom festgestellt, der von der Unterfläche zur Oberfläche des Blattes ging. Munk hatte früher zwischen Unterfläche und Oberfläche des Blattes im Gegensatz zu Burdon-Sanderson keine regelmäßigen elektromotorischen Wirkungen erhalten. Infolge vorausgegangener Reizungen beobachtet man meist einen entgegengesetzten, also im Blatt von der oberen Fläche zur unteren Fläche verlaufenden Strom.

Im allgemeinen sind die Demarkationsströme im Pflanzenreich etwa von gleicher Größenordnung mit denen der tierischen Zellen. Waller (225) gibt an, daß man Demarkationsströme an Pflanzenteilen erzielen kann, die oft $^1/_{10}$ Volt übertreffen. Doch kommen solche Werte ja auch am Tiermuskel vor, wie z. B. bei den Neigungsströmen. Sehr hohe elektromotorische Kräfte hat Brünings beobachten können (56), und zwar an unverletzten Hyacinthen, wenn er bei diesen von einem Blatt und dem die Wurzeln umspülenden Wasser ableitete. Es verhielten sich in diesem Falle die Wurzeln gegen das Blatt positiv. Befindet sich im Hyacinthenglas Brunnenwasser, so betrug die Potentialdifferenz 0,1 Volt, bei Aqua dest. 0,15 Volt, und wurde die Pflanze zeitweilig in eine 0,01 normale KCl-Lösung gesetzt, so ergab sich sogar eine Potentialdifferenz von 0,2 Volt.

Aktionsströme an Pflanzen.

Es lag nahe, nach Aktionsströmen der Pflanzen gerade da zu forschen, wo sich aktive rasche Bewegungen an pflanzlichen Gebilden nachweisen ließen. So stellte Kunkel 1882 fest, daß bei dem Blatte der *Mimosa pudica* die Bewegungen mit Aktionsströmen des Blattes verknüpft sind. Er leitete von dem oberen Umfang des Wulstes der Blattinsertionsstelle und einem der beiden Stacheln ab, die neben der Insertionsstelle des Blattes sich paarig aus dem Stiel erheben. Auch hier war ein Bestandstrom vorhanden, der in der Pflanze vom Wulste zum Stachel verlief (Stachel also im äußeren Kreis +). Nach Reizung trat ein negativer Vorschlag, ein positiver Ausschlag und ein langsamer Rückschlag ein. Im günstigsten Falle war die alte Stellung in 5 Minuten erreicht. Kunkel glaubte, nur den negativen Vorschlag auf eine Alteration im Protoplasma beziehen zu dürfen, während die positive Hauptschwankung auf der tatsächlich auch erfolgenden Wasserverschiebung beruhte. Am *Dionaea*-Blatt beobachtete Munk (173) bei Ableitung von den beiden Enden der Mittelrippe, daß der im äußeren Kreis von der Basis zur Spitze gerichtete Strom nach einem negativen Vorschlag eine positive Schwankung erfährt. Auch dann tritt dieses Phänomen ein, wenn eine Bewegung des Blattes auf die Reizung hin nicht sichtbar wird.

Burdon-Sanderson (69) hat bei *Dionaea muscipula* mittels Kapillarelektrometers, das sich gerade hier bei den großen Widerständen pflanzlicher Teile besonders bewährt hat, die Aktionsströme registriert. Im Widerspruch zu Munk stellte er fest, daß bei ruhendem, ganz normalem Blatte bei Ableitung von unterer und oberer Fläche ein Bestandstrom nachweisbar ist, der im Blatt von unterer zu oberer Fläche verläuft. Nach vielfacher Reizung und anderen Einwirkungen kehrt sich dieser Bestandstrom um (Strom des „modified leaf"). Als Reizerfolg ergibt sich nun stets eine zum jeweiligen Bestandstrom relativ negative Schwankung. Beistehende Fig. 68 zeigt nach Burdon-Sanderson in dem Fall des durch Reizung modifizierten, also einsteigenden Blattstroms die bei Reizung auftretende gegensinnige, also auch hier negative Schwankung. Die bei der ersten Reizung in der Figur sichtbare positive Nachschwankung, sie würde einer stärkeren Positivität der unteren Fläche entsprechen, tritt bei den weiteren Reizungen nicht mehr hervor, und ist erst dann wieder zu beobachten, wenn die Zunahme der Positivität der unteren Fläche, wie sie auch die beistehende Kurve zeigt, wieder verschwunden ist.

Ist das Blatt ganz frisch, so daß sich die obere Blattfläche positiv gegen die untere verhält, so tritt in der Hauptsache eine negative

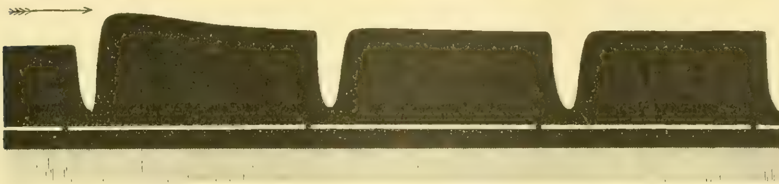


Fig. 68. Reizeffekt bei einsteigendem Blattstrom (Ableitung von unterer und oberer Blattfläche). Nach Burdon-Sanderson.

Schwankung dieses Stromes nach der Reizung auf. Allerdings geht ihr oft noch eine kurze gegensinnige Schwankung voraus. Diese Abhängigkeit des Reaktionsstromes vom Bestandstrom erinnert sehr an die früher beschriebenen Erscheinungen der Drüsen und Hautströme. Ableitung der Froschhaut durch Kochsalzlösung gab einen hohen einsteigenden Bestandstrom und bei Nervenreizung erfolgte eine negative Schwankung desselben. Bei Ableitung mit Aqua dest. war dieser Strom 0 oder gar umgekehrt und die Schwankung erfolgte in der entgegengesetzten Richtung wie früher. (Allerdings ist bei den Hautströmen dieser Parallelismus nicht vollkommen).

Wie die ganzen pflanzlichen Bewegungsvorgänge gegenüber den Reaktionen des Tierkörpers äußerst langsam verlaufen, so sind auch die Aktionsströme selbst bei der verhältnismäßig rasch reagierenden *Dionaea muscipula* von ziemlich trägem Verlauf. Die Dauer der negativen Schwankung beträgt etwa 1 Sekunde und es läßt sich auch eine scheinbare Latenz von einigen Hundertstel Sekunden an der Reizstelle beobachten. Dementsprechend ist auch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung (denn um einen Erregungsvorgang kann es sich wohl hier nur bei den beschriebenen Aktionsströmen handeln) eine recht geringe. In beistehender Fig. 69 ist bei Ableitung von der Unterfläche beider Blattseiten der erste nach oben gerichtete Aus-

schlag ein Zeichen des Erregungsvorganges auf der gereizten Seite, während der zweite nach unten gerichtete Ausschlag des Kapillarelektrometers das Auftreten des Erregungsvorganges auf der Gegenseite anzeigt. Burdon-Sanderson schätzt die Leitungsgeschwindigkeit auf etwa 20 cm und hat in seiner früheren Arbeit (70) sogar einen noch niedrigeren Wert von 4,4 cm angenommen. Die Leitung des Erregungsvorganges würde auch hier durch ein Kontinuum lebendiger Substanz vermittelt werden.

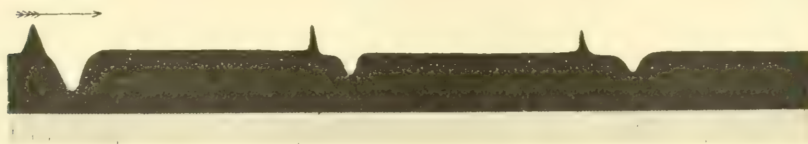


Fig. 69. Elektroden an der Unterseite beider Lappen. Zuerst wird die Unterfläche des gereizten Lappens +, dann die des Lappens der Gegenseite. (Mechanische Reizung.)

Die rein physikalische Erklärung der Aktionsströme als Folge eine Wasserverschiebung (Kunkel) trifft hier schon deshalb nicht zu, weil, wie Burdon-Sanderson bereits früher fand, der mechanische Effekt, bei dem die Wasserverschiebung eine große Rolle spielt, erst $2^1/_2$ Sekunden nach der Reizung beginnt, während der elektrische Effekt etwa 1 Sekunde nach der Reizung sein Maximum schon erreicht hat.

Die interessanten Beobachtungen Hörmanns (152) an *Nitella*, einer zu den Characeen gehörigen Alge, zeigen ebenfalls die Unabhängigkeit des Aktionsstromes von den mechanischen Begleiterscheinungen. Hörmann beobachtete, wenn durch einen Induktionsschlag eine sogenannte „Stillstandserregung“ in dem zuvor strömenden Protoplasma auftrat, daß dann ein vorübergehender Ausschlag der Quecksilberkuppe des Kapillarelektrometers erfolgte, der einer Negativität der der Reizstelle benachbarten Ableitungsstelle gegenüber der ferneren entsprach. Die Reaktion des Kapillarelektrometers ging aber hierbei etwa 1 Sekunde dem Stillstand der Protoplasmaströmung voraus. Zweiphasische Aktionsströme konnte Hörmann nicht erhalten, was er, wohl mit Recht, auf das starke Dekrement an seinem Objekt bezieht. Uebrigens hat Hörmann auch Elektrotonus nachweisen können.

An *Desmodium Gyrans* hat Buchanan (61) bei Reizung des Stieles bis zu 1 cm Entfernung von der Reizstelle ein Negativwerden gegenüber einem ferneren Ableitungspunkte beobachtet. Es wurden Potentialdifferenzen von 0,01—0,03 Volt gemessen. Der Anstieg dauerte 0,1 Sekunde, die Ablenknng blieb dann 0,1—1 Sekunde bestehen, um dann wieder rasch abzunehmen. Auch hier war das Dekrement so stark, daß ein sicherer Nachweis eines zweiphasischen Aktionsstromes nicht gelang.

Photoelektrische Reaktion.

Bei dem großen Einfluß des Lichtes auf einen der wichtigsten Stoffwechselvorgänge der Pflanze, die Kohlenstoffassimilation, ist es nicht zu verwundern, daß auch die damit verknüpften chemischen

Prozesse elektrische Ströme hervorrufen. So beschreibt WALLER (226), daß man bei einer partiellen Belichtung der Blätter von *Tropaeolum*, *Begonia*, *Nicotiana* und *Iris* bei Ableitung von beiden Hälften während des Belichtungsvorganges Ströme erhält. Bei den verschiedenen Pflanzenarten sind aber diese Ströme verschieden. So verhält sich die belichtete Irishälfte wie ein aktiver Muskel negativ zur beschatteten. Bei *Tropaeolum* ist der Strom umgekehrt gerichtet, bei *Begonia* und *Nicotiana* tritt zuerst eine positive, dann eine negative Schwankung auf. Jedenfalls sind diese Vorgänge, und es ist das vielleicht nur eine ganz äußerliche Analogie, ebenso vielgestaltig, wie unsere Netzhautströme. Bei *Iris*, wo die elektromotorische Kraft am stärksten zu sein scheint, wurden derartige Lichtströme von 0,023 Volt beobachtet. Analoge Versuche wurden von QUERTON (192) ausgeführt. Bemerkenswert erscheint, daß die Elektrizitätsproduktion ebenso wie die Assimilation vorzugsweise durch langwelliges Licht bewirkt wird.

Flammströme.

Im Anschluß an die Ströme der Pflanzen sei hier noch kurz auf die „physiologischen Polarisationsströme“ hingewiesen, die von WALLER (220, 221 und 223) an zahlreichen Zellverbänden tierischer und pflanzlicher Herkunft beschrieben wurden. WALLER versteht unter „blaze-current“ das galvanometrische Zeichen eines explosionsartigen Vorganges der lokal gereizten lebenden Substanz. Ein unwiderleglicher Blaz-current wäre ein dem elektrischen Reizstrom gleichgerichteter Polarisationsstrom. Andererseits kann sehr wohl bei der Struktur gewisser Gebilde ein gegensinniger Flammstrom auftreten, der sich natürlich nicht ohne weiteres von einem Polarisationsstrom unterscheiden läßt. Bei physiologisch homogenen Objekten treten bei beiden Stromrichtungen homodrome Nachströme auf. Hier würde kein Zweifel bestehen. Bei einem elektrischen Organ aber z. B. ist der Flammstrom immer in der Richtung des Schlages gerichtet, verläuft also je nach der Richtung des Reizstromes homo- oder heterodrom. Das gleiche gilt für den Augapfel des Frosches. Wird hier vom hinteren Augenpol und Cornea abgeleitet, so tritt bei frischem Präparat, unabhängig von der Richtung des Reizstromes, ein Strom auf, der wie der oben beschriebene Netzhautstrom im Augapfel vom hinteren Pol zur Cornea verläuft. Ebenso liefert die Froschhaut, wie auch die eines Warmblüters, unabhängig von der Richtung des Reizstromes einen einsinnigen aussteigenden Flammstrom. Die Flammströme sind bei den eben beschriebenen Gebilden von der gleichen Größenordnung (0,03—0,05 Volt), wie sie sich für die Platte eines elektrischen Organes etwa ergeben würde. An pflanzlichen Objekten hat WALLER (220) zahlreiche derartige Beobachtungen angestellt, und es konnte z. B. an Bohnen gezeigt werden, daß stärkere homodrome Polarisationsströme nur bei noch lebenden, d. h. keimfähigen Samen vorhanden sind. Endlich sei hier noch erwähnt, daß DURIG (83), der zu den von WALLER beschriebenen blaze-currents (Netzhaut und Linse) am Auge noch einen aussteigenden Flammstrom der Cornea hinzufügt, keineswegs in allen tierischen Zellverbänden einen solchen Strom nachweisen konnte. Die Flammströme fehlten bei Leber, Ovarium, Niere, und DURIG hält sie nur für spezielle Manifestation gewisser Epithellager.

Literatur.

Elektrizitätsproduktion.

1. ***Alcock, N. H.***, *und* ***Seemann, J.***, *Ueber die negative Schwankung in den Lungenfasern des Vagus. Pflügers Arch., Bd. 108 (1905), p. 416.*
2. ***Alcock, N. H.***, *The electromotive phenomena in mammalian non medullated nerve. Proc. of the Roy. Soc., Vol. 73 (1904) p. 166.*

2a. ***d'Arsonval,*** *Recherches sur la décharge électrique de la torpille. Comptes rend., T. 121 (1895) p. 145.*

3. ***Babkin, B. P.***, *Zeigen die Aktionsströme verschieden rasch zuckender Muskeln des Frosches einen verschiedenen zeitlichen Verlauf? Pflügers Arch., Bd. 125 (1908).*
4. ***Babuchin,*** *Uebersicht der neuen Untersuchungen über Entwicklung, Bau und physiologische Verhältnisse der elektrischen und pseudoelektrischen Organe. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1876, p. 501.*
5. — *Entwicklung der elektrischen Organe und Bedeutung der motorischen Endplatten. Ctbl. f. med. Wiss., 1870, p. 241—257.*
6. — *Ueber die Bedeutung und Entwicklung der pseudoelektrischen Organe. Ctbl. f. med. Wiss., 1872, p. 545.*
7. — *Ueber den Bau der elektrischen Organe beim Zitterwels. Med. Ctbl., 1875.*
8. — *Die Säulenzahl von Torpedo marmorata. Med. Ctbl., 1882.*
9. — *Zur Begründung des Satzes von der Präformation der elektrischen Elemente im Organe der Zitterfische. Du Bois-Reymonds Arch., 1883.*
10. — *Beobachtungen und Versuche am Zitterwels und Mormyrus des Nils. Du Bois-Reymonds Arch. 1877, p. 250.*
11. — *Ueber die Präformation der elektrischen Elemente usw. Du Bois-Reymonds Arch., 1882.*
12. ***Bach*** *und* ***Oehler,*** *Beiträge zur Lehre von den Hautströmen. Pflügers Arch., Bd. 22 (1880).*
13. ***Baglioni, S.***, *Sind die tätigen Ganglienzellen des Zentralnervensystems der Sitz elektromotorischer Kräfte? Physiol. Ctbl., Bd. 19 (1905), p. 345.*
14. ***Ballowitz, E.***, *Ueber den Bau des elektrischen Organes von Torpedo mit besonderer Berücksichtigung der Nervenendigungen in demselben. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 42 (1893) p. 459.*
15. — *Zur Anatomie des Zitteraales mit besonderer Berücksichtigung seiner elektrischen Organe. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 50 (1897).*
16. — *Das elektrische Organ des afrikanischen Zitterwelses, Jena (Fischer) 1899.*
17. — *Ueber den feineren Bau des elektrischen Organs des gewöhnlichen Rochen. Anat. Hefte Merkel und Bonnet, 1897.*
18. ***Bayliss, W. M.***, *and* ***Bradford, E. H.***, *On the electrical phenomena accompagnying secretion in the skin of the frog. Journ. of Physiol., Vol. 7 (1886).*
19. — — *On the electrical changes accompagnying secretion. Proc. Physiol. Soc., 1885, March 21; Journ. of Physiol., Vol. 6.*
20. — — *The electrical Phenomena accompanying the process of secretion in the salivary glands of the dog and cat. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 4 (1887), p. 117.*

20a. — *Ueber die Permeabilität der Froschhaut mit besonderer Berücksichtigung der Wirkung von Kaliumionen und der Frage der irreziproken Durchlässigkeit. Festband d. Biochem. Ztschr. für H. I. Hamburger, 1908, p. 226.*

21. ***Beck, A.***, *Die Bestimmung der Lokalisation der Gehirn- und Rückenmarksfunktionen vermittelst der elektrischen Erscheinungen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 4 (1890), No. 16.*
22. — *Ueber die bei Belichtung der Netzhaut von Eledone moschata entstehenden Aktionsströme. Pflügers Arch., Bd. 78 (1899), p. 129.*
23. ***Bernstein, J.***, *Untersuchungen zur Thermodynamik der bioelektrischen Ströme. I. Pflügers Arch., Bd. 92 (1902), p. 521.*
24. — *Elektrische Eigenschaften der Zellen und ihre Bedeutung. Naturw. Rundschau, Jg. 19 (1904), No. 16.*
25. — *und* ***Tschermak, A.***, *Ueber das thermische Verhalten des elektrischen Organes von Torpedo. Sitzber. d. Preuß. Akad. d. W., Bd. 8 (1904).*
26. — —, *Untersuchung. II. Teil. Natur der Kette des elektrischen Organes bei Torpedo. Pflügers Arch., 1906, p. 112.*
27. ***Bethe, A.***, *Ist die menschliche Fingerspitze als Elektrizitätsquelle anzusehen? Ctbl. f. Physiol., Bd. 17 (1903), p. 755.*
28. — *Ist die lebende menschliche Fingerspitze mehr befähigt, Reibungselektrizität hervorzurufen, als tote Materialien geeigneter Beschaffenheit? Ctbl. f. Physiol., Bd. 18 (1904), p. 761.*
29. ***Biedermann, W.***, *Die elektrischen Erregungen des Schließmuskels von Anodonta. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 91, III. Abt. (1885).*

30. **Biedermann, W.**, *Das elektrische Verhalten des Muschelnerven bei galvanischer Reizung. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 93, III. Abt. (1886).*
31. — *Elektrophysiologie, Jena (Fischer) 1895, p. 392.*
32. — *Ueber Zellströme. Pflügers Arch., Bd. 54 (1893), p. 209.*
33. **Bilharz, Th.**, *Das elektrische Organ des Zitterwelses, Leipzig 1857.*
34. **Boettger**, *Neues über die Gattung Daudebardia. Jahrb. d. Deutsch. Malakozoolog. Ges., Bd. 8 (1881), p. 276.*
35. **Du Bois-Reymond, E.**, *Von der Größe der elektrischen Kraft der Muskeln. Ges. Abh., Bd. 2 (1877), p. 243.*
36. — *Ann. d. Physik., Bd. 58 (1843), p. 1.*
37. — *Ges. Abh., Bd. 2 (1877), p. 750.*
38. — *Unters., Bd. 2 (1849), 1, p. 256.*
39. — *Lebende Zitterrochen in Berlin. Sitz.-ber. d. K. Akad. d. W. Berlin, 16. Juli 1885, 2. Mitt.*
40. — *Lebende Zitterrochen in Berlin. Sitz.-ber. d. K. Akad. d. W. Berlin, Bd. 14 (1884), 13. März.*
41. — *Lebende Zitterrochen in Berlin. Du Bois-Reymonds Arch., Physiol., Abt. 1887, p. 51, 3. Mitt.*
42. — *Ueber sekundär elektromotorische Erscheinungen an Muskeln, Nerven und elektrischen Organen. Sitz.-ber. d. K. Akad. d. W. Berlin, Bd. 16 (1883).*
43. **Bohlen, F.**, *Ueber die elektromotorischen Wirkungen der Magenschleimhaut. Pflügers Arch., Bd. 57 (1894), p. 97.*
44. **Boll, F.**, *Ueber elektrische Fische. Sammlung gemeinverständlicher wissenschaftlicher Vorträge, herausgegeben von R. Virchow und Holtz. Serie 11, Bd. 9 (1874), p. 193, 216, 675.*
45. **Boruttau, H.**, *L'électropathologie des nerfs amyéliques du poulpe. Travaux des labor. d'Arcachon, 1905, p. 37.*
46. — *Elektropathologische Untersuchungen. II. Pflügers Arch., Bd. 107 (1905).*
47. — *Elektropathologische Untersuchungen. III. Die Elektropathologie der Warmblüternerven, sowie die Veränderungen der elektrischen Eigenschaften der Nerven überhaupt beim Absterben und Degenerieren. Pflügers Arch., Bd. 115 (1906).*
48. — *Die Aktionsströme und die Theorie der Nervenleitung. I. Die Erscheinungen am Nerven. Pflügers Arch., Bd. 84 (1901), p. 309.*
49. — *Der Elektrotonus und die phasischen Aktionsströme am marklosen Cephalopodennerv. Pflügers Arch., Bd. 66 (1897).*
50. **Bradford**, *The electrical phenomena accompanying the excitation of so called secretory and trophic nerve-fibres in the salivary glands of the dog and cat. Journ. of Physiol., Vol. 8 (1887).*
51. **Brodie, T. G.,** *and* **Halliburton**, *Fatigue in non medullated nerves. Journ. of Physiol., Vol. 28 (1892), No. 3.*
52. **v. Brücke, E.**, *Beiträge zur Physiologie der autonom innervierten Muskulatur. I. Die elektromotorischen Wirkungen des Musculus retractor penis im Zustande tonischer Kontraktion. Pflügers Arch., 1910.*
53. — *Ueber die Beziehungen zwischen Aktionsstrom und Zuckung des Muskels im Verlaufe der Ermüdung. Pflügers Arch., Bd. 124 (1908).*
54. — *und* **Garten, S.**, *Zur vergleichenden Physiologie der Netzhautströme. Pflügers Arch., Bd. 120 (1907).*
55. **Brünings, W.**, *Beiträge zur Elektrophysiologie. I. Pflügers Arch., Bd. 98 (1903), p. 241.*
56. — *Beiträge zur Elektrophysiologie. III. Pflügers Arch., Bd. 117 (1907), p. 409.*
57. **Buchanan, Fl.**, *The electrical response of muscle in voluntary contraction in man. Journ. of Physiol., Vol. 37, Proceed. of the Phys. Soc., p. 1.*
58. — *The electrical response of muscle in different kinds of persistent contraction. Journ. of Physiol., Vol. 27 (1901).*
59. — *The electrical response of muscle to voluntary reflex and artificial stimulation. Quarterly Journ. of exp. Physiol., Vol. 1 (1908), No. 3.*
60. — *The frequency of the heart-beat and the form of the elektrocardiogram in birds. Journ. of Physiol., Vol. 38 (1909), Proceed. 27. March.*
61. — *Electricul response to excitation in Dosmodium gyrans. Journ. of Physiol. Vol. 33 (1905/06).*
62. **Buff**, *Ueber die Elektrizitätserregung durch lebende Pflanzen. Annal. d. Chemie, Bd. 89 (1854).*
63. **Burdon-Sanderson, J.,** *and* **Gotch, Fr.**, *Excitatory electrical change in muscle. Journ. of Physiol., Vol. 12 (1891).*
64. **Burdon-Sanderson, J.**, *Electrical response to stimulation of muscle. Part II. Journ. of Physiol., Vol. 23 (1898).*

65. **Burdon-Sanderson, J.**, *Schäfers Text-book of Physiol., Part II (1900), p. 425 u. 426.*
66. — *and* **Page**, *On the electrical phenomena of the excitatory process in the heart of the frog and of the tortoise as investigated photographically. Journ. of Physiol., Vol. 4 (1883), p. 327.*
67. — *and* **Gotch, Fr.**, *On the electrical organ of the skate. Journ. of Physiol., Vol. 9 (1888), p. 137.*
68. — — *On the electrical organ of the skate. Journ. of Physiol., Vol. 10 (1889), p. 259.*
69. — *On the electromotive properties of the leaf of Dionaea in the excited and unexcited states. Phil. Transact., Vol. 179 (1888), p. 417.*
70. — *On the mechanical effects and on the electrical disturbance consequent on excitation of the leaf of Dionaea muscipula. Proceed. of the Roy. Soc. of London, Vol. 25 (1877), p. 441.*
71. **Burian, R.**, *Ermüdung und Erholung des Nerven. Nach Untersuchungen an Cephalopoden. 7. internat. Physiol.-Kongreß, Heidelberg 1907.*
72. **Caton**, *British Medical Journ. 1875.*
73. **Cremer, M.**, *Die allgemeine Physiologie der Nerven. Nagels Handbuch d. Physiol. d. Menschen, Bd. 4 (1909), 2. Hälfte, p. 793.*
74. — *Ueber die Ursache der elektromotorischen Eigenschaften der Gewebe, zugleich ein Beitrag zur Lehre von den polyphasischen Elektrolytketten. Ztschr. f. Biol., Bd. 47.*
75. — *Ueber die direkte Ableitung der Aktionsströme des menschlichen Herzens vom Oesophagus und über das Elektrokardiogramm des Foetus. Münch. med. Wochenschr., 1906, No. 17.*
76. — *Ueber das Elektrogramm der Medusen. Sitz.-ber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München, 1906.*
77. **Crévatin, F.**, *Ueber das sogenannte Stäbchennetz im elektrischen Organ des Zitterrochens. Anat. Anz., 1898, No. 9, p. 243.*
78. **Dewar** and **M'Kendrik**, *On the physiological action of light. Phil. Transact. of the Roy. Soc. of Edinburgh, Vol. 27 (1876), p. 141.*
79. — — *Recent researches on the physiological action of light. Nature, Vol. 8 (1873), p. 205.*
80. **Dittler, R.**, *und* **Tichomirow, N. P.**, *Zur Kenntnis des Muskelrhythmus. Pflügers Arch., Bd. 125 (1908).*
81. — *Ueber die Innervation des Zwerchfelles als Beispiel einer tonischen Innervation. Pflügers Arch., Bd. 130 (1909).*
82. **Dubois, R.**, *Sur la bioélectrogenèse chez les végétaux. Ann. de la Soc. Linnéenne de Lyon, 1899.*
83. **Durig, A.**, *A contribution to the question of blaze currents. Proceed. of the Roy. Soc., Vol. 71.*
84. **Einthoven, W.**, *Pflügers Arch., Bd. 60 (1895).*
85. — *Weiteres über das Elektrokardiogramm. Pflügers Arch., Bd. 122 (1908).*
86. — *Ueber Vagusströme. Pflügers Arch., Bd. 124 (1908), p. 246.*
87. — *and* **Jolly, W. A.**, *The electrical response of the eye to stimulations by light. Quarterly Journ. of experim. Physiol., Vol. 1 (1908), No. 4, p. 373.*
88. — *Die galvanometrische Registrierung des menschlichen Elektrokardiogrammes, zugleich eine Beurteilung und Anwendung des Kapillar-Elektrometers in der Physiologie. Pflügers Arch., Bd. 99 (1903), p. 472.*
89. **Engelmann, Th. W.**, *Die Hautdrüsen des Frosches. Physiol. Teil. Pflügers Arch., Bd. 6 (1872), p. 97.*
90. — *Die Blätterschicht der elektrischen Organe von Raja in ihren genetischen Beziehungen zur quergestreiften Muskelsubstanz. Pflügers Arch., Bd. 57 (1894), p. 149.*
91. — *Ueber das elektrische Verhalten des tätigen Herzens. Pflügers Arch., Bd. 17 (1878), p. 68.*
92. — *Vergleichende Untersuchungen zur Lehre von der Muskel- und Nervenelektrizität. Pflügers Arch., Bd. 15 (1877), p. 116.*
93. **Ewart, J. C.**, *The electric organ of the skate. Phil. Transact., Vol. 179 (1888), p. 399.*
94. **Exner, S.**, *Ueber die elektrischen Eigenschaften von Haaren und Federn. II. Abh. Pflügers Arch., Bd. 63 (1896), p. 305.*
95. — *Ueber die elektrischen Eigenschaften der Haare und Federn. Pflügers Arch., Bd. 61 (1895), p. 427.*
96. **Fick, A.**, *Beiträge zur Physiologie der irritabelen Substanzen, Braunschweig 1863.*
97. **Fitting**, *Die Reizleitungsvorgänge bei Pflanzen. Ergebnisse d. Physiol., Jahrg. 5 (1906), p. 158.*

98. **Frédéricq, L.**, *Ueber die elektromotorische Kraft der Warmblüternerven. Du Bois-Reymonds Arch., 1880, p. 65.*
99. **Fritsch, G.**, *Weitere Beiträge zur Kenntnis der schwach elektrischen Fische. Sitz.-ber. d. Preuß. Akad. d. Wiss., Juni-Dezember 1891.*
100. — *Die elektrischen Fische. I. Abt. Malapterurus electricus, Leipzig (Veit u. Comp.) 1890.*
101. **Fuchs, S.**, *Einige Beobachtungen an elektrischen Nerven von Torpedo ocellata. Physiol. Ctbl., Bd. 8 (1894).*
102. — *Ueber den zeitlichen Verlauf des Erregungsvorganges im marklosen Nerven. Sitz.-ber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. 103 (1894), p. 207.*
103. **Fuchs, R. Fr.**, *Die elektrischen Erscheinungen am glatten Muskel. Phys.-med. Soc. Erlangen, 12. November 1908. Deutsche med. Wochenschr., 18. März 1909.*
104. **Galeotti, G.**, *Ueber die elektromotorischen Kräfte, welche an der Oberfläche tierischer Membranen bei der Berührung mit den verschiedenen Elektrolyten zustande kommen. Ztschr. f. physik. Chemie, Bd. 49 (1904), p. 542.*
105. — *e* **Di Cristina**, *Correnti di demarcazione nei muscoli di rana in diverso modo alterati. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 10 (1909), Heft 1.*
106. — *Ricerche di elettrofisiologia secondo i criteri dell' elettrochemica. Ztschr. f. allgem. Physiol., T. 6 (1907), p. 100.*
107. **Garten, S.**, *Ueber rhythmisch-elektrisehe Erscheinungen am quergestreiften Skelettmuskel. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 26 (1901), p. 331.*
108. — *Beiträge zur Kenntnis des Erregungsvorganges im Nerven und Muskel des Warmblüters. Ztschr. f. Biol., Bd. 52 (1909).*
109. — *Elektrophysiologie. Tigerstedt, Handbuch der physiol. Methodik., Bd. 2. Abt. 3 (1908).*
110. — *Ueber das elektromotorische Verhalten von Nerv und Muskel nach Veratrinvergiftung. Pflügers Arch., Bd. 77 (1899).*
111. — *Beiträge zur Physiologie der marklosen Nerven, Jena (G. Fischer) 1903.*
112. — *Zur Definition von physiologischem und physikalischem Elektrotonus. Pflügers Arch., Bd. 108 (1905).*
113. — *Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht. Graefe-Saemisch, Handbuch der gesamten Augenheilkunde, Lief. 128—129, T. I, Bd. 8, Kapitel 12 (1908).*
114. — *Beiträge zur Physiologie des elektrischen Organes der Zitterrochen. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 25 (1899), p. 253.*
115. — *Ueber die zeitliche Folge der Aktionsströme im menschlichen Muskel bei willkürlicher Innervation und bei Erregung des Nerven durch den konstanten Strom. Ztschr. f. Biol., Bd. 54 (1910). (Im Erscheinen.)*
116. — *Ztschr. f. Biol., Bd. 54 (1910). (Im Erscheinen.)*
117. **Gaskell, W. H.**, *The electrical changes in the quiescent cardiac muscle, which accompagny stimulation of the vagus nerve. Journ. of Physiol., Vol. 7 (1886), p. 451.*
118. **Gotch, Fr.**, *Capillary electrometer records of the electrical changes during the natural beat of the frog's heart. Proc. of the Roy. Soc., Ser. B., Vol. 79 (1907), p. 323.*
119. — *The succession of events in the contracting ventricle as shown by electrometer records (tortoise and rabbit). „Heart", Vol. 1 (1910), No. 3, January.*
120. — *Inhibition of tortoise heart. Proc. of the Physiol. Soc., Vol. 8 (1887), Journ. Vol. 26.*
121. — *and* **Burch, G. J.**, *Electrical response of nerve to a single stimulus investigated with the capillary electrometer. Proc. of the Roy. Soc., Vol. 63 (1898), p. 300.*
122. — — *The electrical response of nerve to two stimuli. Journ. of Physiol., Vol. 24 (1899), p. 410.*
123. — *and* **Horsley, V.**, *On the mammalian nervous system, its functions and their localisation determined by an electrical method. Philos. Transact., 1891.*
124. — — *Observations upon the electromotive changes in the mammalian spinal cord following electrical excitation of the cortex cerebri. Proc. of the Roy. Soc. of London, Vol. 45 (1889), p. 18.*
125. — *and* **Burdon-Sanderson, J.**, *The electromotive properties of the electrical organ of Torpedo marmorata. Phil. Transact., Vol. 178 (1887), p. 487—537.*
126. — *and* **Burch**, *The electromotive properties of Malapterurus electricus. Philos. Transact. of the Roy. Soc. London, Vol. 187 (1896).*
127. — *and* **Burdon-Sanderson, J.**, *Further observations on the electromotive properties of the electrical organ of Torpedo marmorata. Proc. of the Roy. Soc. London, Vol. 43 (1888), p. 418.*
128. — *Experiments on curarised Torpedoes. Proc. of the Physiol. Soc., 1888, No. 2.*
129. — *and* **Burch, G. J.**, *Note on the electromotive force of the organ shock and the electrical resistance of the organ in Malapterurus electricus. Proc. of the Roy. Soc., Vol. 65 (1899—1900), p. 434.*

130. **Gréhant et Jolyet, A.**, *Formation de l'urée par la décharge électrique de la Torpille. Comptes rend. d. l. Soc. de Biol., Paris, 9. Série, T. 3 (1891), p. 687.*
131. **Grützner, P.**, *Pflügers Arch., Bd. 32, p. 357.*
132. **Haber** und **Klemensiewicz**, *Ueber elektrische Phasengrenzkräfte. Ztschr. f. phys. Chemie, Bd. 67, No. 4.*
133. **Harnack, E.**, *Beobachtungen an der menschlichen Fingerspitze als Elektrizitätsquelle. Physiol. Ctbl., Bd. 17 (1903), p. 653.*
134. — *Beobachtungen an der menschlichen Fingerspitze als Elektrizitätsquelle. 2. Mitt. Physiol. Ctbl., Bd. 18 (1904), p. 121.*
135. **Head, H.**, *Ueber negative und positive Schwankungen des Nervenstromes. Pflügers Arch., Bd. 40, p. 207.*
136. **Hering, H. E.**, *Experimentelle Studien an Säugetieren über das Elektrokardiogramm. I. Pflügers Arch., Bd. 127 (1909). — II. Ztschr. f. experiment. Pathologie und Therapie (1909).*
137. **Hering, E.**, *Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. XV. Mitt. Ueber positive Nachschwankung des Nervenstromes nach elektrischer Reizung. Sitz.-ber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 89, Abt. 3, Jahrg. 1884.*
138. **Hermann, L.**, *Untersuchungen über Polarisation des Muskels und Nerven. Pflügers Arch., Bd. 42 (1888).*
139. — *Versuche mit dem Fallrheotom über die Erregungsschwankung des Muskels. Pflügers Arch., Bd. 15 (1877), p. 233.*
140. — *Ueber den Aktionsstrom der Muskeln am lebenden Menschen. Pflügers Arch., Bd. 16, p. 410.*
141. — *Pflügers Arch., Bd. 18.*
142. — *Pflügers Arch., Bd. 24.*
143. — *Handbuch der Physiologie. D. Bewegungsapparate, I., 1879, p. 214.*
144. — *Pflügers Arch., Bd. 38, p. 153.*
145. — *Ueber die Sekretionsströme und die Sekretionsreaktion der Haut bei Fröschen. Pflügers Arch., Bd. 17 (1873), p. 291.*
146. — *Beitrag zur Lehre von den Sekretionsströmen. Pflügers Arch., Bd. 58 (1894), p. 242.*
147. — und **Luchsinger**, *Ueber Sekretionsströme der Haut bei der Katze. Pflügers Arch., Bd. 17 (1873), p. 310.*
148. — *Ueber Ströme in Pflanzen. Pflügers Arch., Bd. 4 (1871), p. 155.*
149. **Heydweiller**, *Ueber Selbstelektrisierung des menschlichen Körpers. Ann. d. Physik, 4. Folge, Bd. 8 (1902).*
150. **Höber, R.**, *Physikalische Chemie der Zelle, 2. Aufl., Leipzig (Engelmann) 1906.*
151. — *Ueber den Einfluß der Salze auf den Ruhestrom des Froschmuskels. Pflügers Arch., Bd. 106 (1905), p. 599.*
152. **Hörmann, G.**, *Studien über die Protoplasmaströmung bei den Characeen, Jena (G. Fischer) 1898.*
153. **Holmgren**, *Method at objektivera effekten af ljusintryck po retina. Upsala Läkaref. Förhandlingar, Bd. 1 (1866), 19. Januar.*
154. — *Om retinaströmen. Upsala Läkaref. Förhandlingar, 1871, No. 5, p. 419.*
154a. **Keller**, *Reibungselektrische Untersuchungen an pflanzlichen Geschlechtsorganen. Prag (Kommissionsverlag von Neugebauer).*
155. **Knauer**, *Ueber den Einfluß von Ausdrucksbewegungen auf das elektrolytische Potential und die Leitfähigkeit der menschlichen Haut, 1907.*
156. **Koike, J.**, *Zur Kenntnis der reflektorischen Entladungen des Zitterwelses. Ztschr. f. Biol., Bd. 54 (1910). (Im Erscheinen).*
157. **Kreidl, A.**, und **Ishihara, M.**, *Photoelektrische Schwankungen an embryonalen Augen. Vortrag vom 7. internat. Physiologen-Kongreß z. Heidelberg, 1907.*
158. **Kühne, W.**, und **Steiner**, *Beobachtungen über markhaltige und marklose Nervenfasern. Heidelberger Unters., Bd. 3 (1880), p. 149.*
159. — — *Ueber das elektromotorische Verhalten der Netzhaut. Heidelberger Unters., Bd. 3 (1880), p. 327.*
160. **Kunkel**, *Elektrische Untersuchungen an pflanzlichen und tierischen Gebilden. Pflügers Arch., Bd. 25 (1881), p. 342.*
161. **Lesser, E. J.**, *Ueber die elektromotorische Kraft des Froschhautstromes und ihre Beziehung zur Temperatur. Pflügers Arch., Bd. 116 (1907), p. 124.*
162. **Lewandowsky, M.**, *Ueber Schwankungen des Vagusstromes bei Volumänderungen der Lunge. Pflügers Arch., Bd. 73 (1898), p. 288.*
163. **Macdonald, J. S.**, *The injury current of nerve, Liverpool 1902.*
164. **Matthias**, *Ueber graphische Darstellung der Aktionsströme des Muskels. Pflügers Arch., Bd. 53 (1893), p. 70.*
165. **Marceau**, *Recherches sur la morphologie, l'histologie et la physiologie comparée des muscles adducteurs des Mollusques acéphales. Arch. de Zool. expért., 1909.*

166. **Marchand**, *Der Verlauf der Reizwelle des Ventrikels bei Erregung desselben vom Vorhof aus und die Bahn, auf der die Erregung zum Ventrikel gelangt. Pflügers Arch., Bd. 17 (1878).*
167. — *Beiträge zur Kenntnis der Reizwelle und Kontraktionswelle des Herzmuskels. Pflügers Arch., Bd. 15 (1877), p. 511.*
168. **Marey**, *Nouvelles recherches sur les poissons électriques: caractères de la décharge du Gymnotus, effets d'une décharge de Torpille lancée dans une téléphone. Comptes rend., T. 88 (1879), p. 318.*
169. **Mathews, A.**, *Electrical polarity in the hydroids. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 8 (1903), p. 294.*
170. **Meissner**, *Ueber das elektrische Verhalten der Oberfläche des menschlichen Körpers. Ztschr. f. rationelle Med., Bd. 12 (1861), p. 263.*
171. **Mendelssohn**, *(Richet) Dictionnaire de Physiologie, T. V. Electricité.*
172. — *Sur les courants extrap. dans les nerfs sans myéline. Travaux des laborat. d'Arcachon 1900, p. 97.*
173. **Munk**, *Die elektrischen und Bewegungserscheinungen am Blatte der Dionaea muscipula. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1876, p. 30 u. 167.*
174. **Muskens**, *Zur Kenntnis der elektrischen Organe. Tijdschrift der Nederlandschen Dierkundige Vereeniging, Deel 4 (1893—94), 2. Serie.*
175. **Nicolai, G.**, *Ueber Harnacks Zeigefingerspitze als Elektrizitätsquelle. Med. Klinik, 1905, No. 4.*
176. — *Ablauf der Erregungsleitung im Säugetierherzen. Physiol. Ctbl., Bd. 21 (1907).*
177. — *und* **Rehfisch**, *Ueber das Elektrokardiogramm des Hundeherzens bei Reizung des linken und rechten Ventrikels. Physiol. Ctbl., 1908, p. 57.*
178. — *Ueber die Leitungsgeschwindigkeit im Riechnerven des Hechtes. Pflügers Arch., Bd. 85 (1901).*
179. — *Ueber Ungleichförmigkeiten in der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Nervenprinzipes nach Untersuchungen am marklosen Riechnerven des Hechtes. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1905, Suppl.*
180. **Ogneff**, *Einige Bemerkungen über den Bau des schwachen elektrischen Organes bei den Mormyriden. Ztschr. f. wissensch. Zool., Bd. 64 (1898), p. 565.*
181. **Orbeli, E.**, *und* **v. Brücke, L.**, *Beiträge zur Physiologie der autonom innervierten Muskulatur. II. Die Aktionsströme der Uretermuskulatur während des Ablaufes spontaner Wellen. Pflügers Arch., 1910.*
182. **Orbeli, A.** *und* **L.**, *Die Abhängigkeit der elektromotorischen Wirkungen der Froschhaut von den Eigenschaften der ableitenden Lösungen. Ztschr. f. Biol., Bd. 54 (1910).*
183. **Ostwald, W.**, *Elektrische Eigenschaften halbdurchlässiger Scheidewände. Ztschr. f. phys. Chemie, Bd. 6 (1890), p. 71.*
184. **Pfaff**, *Ueber die eigentümliche Elektrizität des menschlichen Körpers. Meckels Deutsches Arch. f. Physiol., Bd. 3 (1817), p. 161.*
185. **Piper, H.**, *Verlauf und Theorie des Elektromyogrammes der Unterarmflexoren. Pflügers Arch., Bd. 129 (1909).*
186. — *Zur Kenntnis der tetanischen Muskelkontraktionen. Ztschr. f. Biol., Bd. 52 (1909), p. 92.*
187. — *Ueber die Rhythmik der Innervationsimpulse bei willkürlichen Muskelkontraktionen und über verschiedene Arten der künstlichen Tetanisierung menschlicher Muskeln. Ztschr. f. Biologie, Bd. 53 (1909), p. 140.*
188. — *Ueber den willkürlichen Muskeltetanus. Pflügers Arch., Bd. 119 (1907), p. 317.*
189. — *Ueber das elektromotorische Verhalten der Retina bei Eledone moschata. Engelmanns Arch., 1904, p. 453.*
189a. — *Untersuchungen über das elektromotorische Verhalten der Netzhaut bei Warmblütern. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1905, Suppl.*
190. **Pfeffer, W.**, *Pflanzenphysiologie. Bd. 2, Aufl. 2 (1901), p. 861.*
191. **Plate**, *Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 4 (1891), p. 505.*
192. **Querton, L.**, *Contribution à l'étude du mode de la production de l'électricité dans les êtres vivants. Travaux de l'Institut Solvay, T. 5 (1902).*
193. **Reid** *and* **Macdonald**, *Electromotive changes in the phrenic nerve. A method of investigating the action of the respiratory centre. Journ. of Physiol., Vol. 23 (1898), p. 100.*
194. — *Electrical phenomena in iris. Journ. of Physiol., Vol. 17 (1893), p. 433.*
195. — *The electromotive properties of the skin of the common eel. Philos. Transact. of the Roy. Soc., Vol. 184 (1893), p. 335.*
196. — *und* **Tolputt**, *Further observations on the electromotive properties of the skin of the common eel. Journ. of Physiol., Vol. 16 (1894), p. 203.*

197. **Rietschel, H.**, *Ueber die verminderte Leitungsgeschwindigkeit des in Ringerscher Lösung überlebenden Nerven. Pflügers Arch., Bd. 92 (1902), p. 562.*
198. **Roeber**, *Ueber das elektromotorische Verhalten der Froschhaut bei Reizung ihrer Nerven. Du Bois-Reymonds Arch., 1869, p. 633.*
199. **Robin, Ch.**, *Mémoire sur la démonstration expérimentale de la production d'électricité par un appareil propre aux poissons du genre des raies. Journ. de l'anat. et physiol., T. 2 (1865).*
200. **Röhmann, F.**, *Ueber den Stoffumsatz in dem tätigen elektrischen Organ des Zitterrochens nach Versuchen an der zoologischen Station zu Neapel. Du Bois-Reymonds Arch., 1893, p. 423.*
201. **Rosenthal, J.**, *Ueber das elektromotorische Verhalten der Froschhaut. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1865, p. 301.*
202. **Sachs, C.**, *Untersuchungen am Zitteraal, bearbeitet von Du Bois-Reymond, Leipzig 1881.*
203. **Samojloff, A.**, *Ueber die eigentliche elektromotorische Kraft des muskulären Demarkationsstromes. Pflügers Arch., Bd. 78 (1899), p. 38.*
204. — *Elektrokardiogrammstudien. Beiträge zur Physiol. und Pathol., 1908.*
205. — *Beiträge zur Elektrophysiologie des Herzens. Du Bois-Reymonds Arch., 1906, Suppl., p. 207.*
206. **Schlichter, H.**, *Ueber den feineren Bau des schwach elektrischen Organes von Mormyrus oxyrhynchus. Ztschr. f. wissensch. Zool., Bd. 84 (1906).*
207. **Schönlein, K.**, *Beobachtungen und Untersuchungen über den Schlag von Torpedo. II. Mitt. Ztschr. f. Biol., Bd. 33.*
208. **Schultze, M.**, *Zur Kenntnis der elektrischen Organe der Fische. I. Abt. Malapterurus, Gymnotus. Abhandl. d. Naturf. Ges. zu Halle, Bd. 4 (1858), p. 313.*
209. **Setschenow, J. M.**, *Galvanische Erscheinungen an der cerebrospinalen Achse des Frosches. Pflügers Arch., Bd. 25 (1881), p. 281.*
210. **Snyder, C. D.**, *Engelmanns Arch. f. Anat. und Physiol., 1907, p. 113.*
211. **Sommer, R.**, *und* **Fürstenau**, *Die scheinbaren elektrischen Ladungen des menschlichen Körpers. Deutsche med. Wochenschr., 1906, No. 36.*
212. — *Die Natur der elektrischen Vorgänge an der Haut. Münchener med. Wochenschr., 1905, No. 51.*
213. **Sowton, S. C. M.**, *Observations on the electromotive phenomena of non medullated nerve. Proc. of the Roy. Soc., Vol. 66 (1900), p. 379.*
214. **Steiner**, *Ueber die Immunität der Zitterrochen gegen ihren eigenen Schlag. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1874.*
215. **Tarchanoff**, *Ueber die galvanischen Erscheinungen in der Haut des Menschen bei Reizungen der Sinnesorgane und bei verschiedenen Formen d. psychischen Tätigkeit. Pflügers Arch., Bd. 46 (1890).*
216. **Tschachotin, S.**, *Ueber bioelektrische Ströme bei Wirbellosen. Pflügers Arch., Bd. 120 (1907), p. 565.*
217. **v. Uexküll, J.**, *Physiologische Untersuchungen an Eledone moschata. Ztschr. f. Biol., Bd. 28 (1891).*
217a. **Valentin, G.**, *Histologische und physiologische Studien. Henle und Pfeuffers Ztschr. für ration. Med., 3. Reihe, Bd. 13 (1862), p. 207—208.*
218. **Waller, A. D.**, *On the electromotive changes connected with the beat of the mammalian heart. Phil. Transact. of the Roy. Soc., Vol. 180 (1889), p. 169.*
219. — *Tierische Elektrizität. Vorlesungen, Leipzig 1899.*
220. — *The secreto-motor effects in the cats foot studied by the electrometer. Proc. of the Roy. Soc., Vol. 73 (1904).*
221. — *On skin currents. Part II. Observations on cats. Proc. of the Roy. Soc., Vol. 69 (1901—02), p. 171.*
222. — *The electrical response of surviving human skin. Journ. of Physiol., Vol. 27, Proc. 20. July 1901.*
223. — *Die Kennzeichen des Lebens, Berlin 1904.*
224. — *On the retinal currents of the frogs eye, excited by light and excited electrically. Phil. Transact., Vol. 193 (1900), p. 124.*
225. — *Electrical response of vegetable protoplasma to mechanical excitation. Journ. of Physiol., Vol. 27 (1901).*
226. — *Electrical effect of light on leaves. Journ. of Physiol., Vol. 25 (1899—1900), p. 18.*
227. **Wedenski, E. N.**, *Du rhythme musculaire dans la contraction produite par l'irritation corticale. Arch. de physiol., 1891, p. 253.*
228. **Weiss, O.**, *Ueber die Ursache des Axialstromes am Nerven. Pflügers Arch., Bd. 108 (1905), p. 416.*

Die Produktion von Licht.

Von **Ernst Mangold**, Greifswald.

Mit 92 Abbildungen im Text.

Spezieller Teil.

Die leuchtenden Organismen und ihre Leuchtorgane.

I. Protisten.

1. Bakterien.

Die Geschichte der Leuchtbakterien ist aufs engste mit der fortschreitenden Kenntnis vom Leuchten verwesender Organismen verknüpft. Daß Fleisch und tote Fische leuchten können, war schon ARISTOTELES bekannt (13, s. 173, p. 413), die Ursache der Erscheinung hat jedoch erst das vergangene Jahrhundert enthüllt, und es ist höchst anziehend, zu verfolgen, wie aus anfangs spärlichen Beobachtungen allmählich diese Erkenntnis reifte. Die erste nähere Angabe, die noch aus dem Jahre 1592 stammt, enthält freilich fast schon alles Wichtige: FABRICIUS AB AQUAPENDENTE (194) sah, wie das Fleisch eines zu Padua gekauften Osterlammes etwa anderthalb Tage nach dem Schlachten zu leuchten begann und wenigstens 4 Tage lang in einem silberweißem Glanze schimmerte, mit dem man die Finger und jeden anderen Körper leuchtend machen konnte, da sich eine klebrige Feuchtigkeit ausschied; auch ein damit in Berührung stehendes Stück Bockfleisch leuchtete (s. 475, p. 292). 1641 beobachtete BARTHOLIN (26, s. 410) leuchtendes Fleisch, und BOYLE (64) berichtet schon, daß das Licht bei Luftverdünnung ab-, bei zuströmender Luft aber wieder zunehme. PAULLINUS (1707, s. 173, p. 422) sah verdorbene Hühnereier phosphoreszieren, und MARTIN (390, s. 173, p. 426) wußte bereits, daß das Fleisch aller Seefische zu leuchten vermöge; DAVY (115) erwähnt, daß verwesende Fische noch in versiegelten Röhren unter Oel oder ausgekochtem Wasser leuchteten. Die eingehenden Versuche von HULME (278) an toten Fischen ergaben, daß die Lichtproduktion mit der beginnenden Fäulnis aufhört, daß sie durch Wasser, Spirituosen, Mineralsäuren, Kampfer, Pfeffer, wie durch Siedehitze, saure Milch, Galle u. a. vernichtet, durch laue Wärme aber

begünstigt, in frischem Serum oder frischer Milch wie durch Schütteln mit Seewasser oder Salzlösungen dauerhaft und durch Bewegen lebhafter wird. Auch Hermbstädt (272) beobachtete das Verlöschen mit beginnender Fäulnis und Dessaignes (122, 123, s. 173, p. 478) gab an, daß man auch alle Flußfische durch Salzlösungen bei feuchter Atmosphäre zum Leuchten bringen könne. Auch Hulme (s. 119, p. 22) soll bereits für Süßwasserfische ein Leuchtrezept (2 Teile Fischfleisch, 2 Teile Magnesiumsulfat, 8 Teile Wasser) gewußt haben.

Zum erstenmal äußert Michaelis (402, s. 476, p. 232), wenn auch noch als unwahrscheinlich, die Vermutung, es möchten sich in der feuchten Substanz der Fische Tierchen bilden, und auch Ehrenberg scheint die organisierte Natur des Leuchtprinzips zu ahnen, als er das Leuchten toter und zerstörter organischer Körper in das Bereich des Mikroskopes verweist (173, p. 555). Zehn Jahre später schrieb der Wiener physiologische Chemiker Heller (264, s. 410): „Die verwesenden und faulenden Tiere leuchten nicht, sondern es leuchtet ein nach dem Tode sich an den Tierstoffen bildender Pilz, somit wieder eine Pflanze, für welche ich den Namen *Sarcina noctiluca* vorgeschlagen habe.“

Nachdem noch Hankel (251) ohne Erfolg leuchtendes Fleisch mikroskopisch untersucht hatte (s. 410), kam 1875 Eduard Pflüger, ohne Kenntnis der Hellerschen Arbeit, auf Grund eingehenden Studiums der älteren Literatur, besonders auch der Arbeit von Placidus Heinrich (263), zu dem Schlusse, daß das Leuchten toter Fische höchst wahrscheinlich durch lebendige Organismen bedingt sei (475, p. 290). Die mikroskopische Erforschung des leuchtenden Schleimes wie auch das Fehlen der Lichtproduktion im Filtrat nahm Pflüger die letzten Zweifel, daß die hier in zahllosen Scharen vorgefundenen Zellchen der Schizomyceten das Leuchtende seien (476, p. 240). Auch gelang es Pflüger, verschiedene Süßwasserfische, Pferdefleisch und Hühnereiweiß in 3-proz. Kochsalzlösung von Seefischen aus zu infizieren.

Bald darauf sprach Nuesch (442, s. 410) von einem *Bacterium lucens*, Lassar (332) von leuchtenden Sphärobakterien, und F. Ludwig (366, s. 410) bezeichnete den Urheber der Lichtproduktion des Fleisches als *Micrococcus Pflügeri*, Dubois (148, 152) als *Photobacterium sarcophilum*.

In letzter Zeit hat vor allem Hans Molisch (410 u. a.) die bisherigen Kenntnisse von den Leuchtbakterien geordnet und durch eigene, unermüdlich und systematisch durchgeführte, ausgezeichnete Untersuchungen bedeutend erweitert. Indem wir den Leser betreffs speziellerer Fragen auf diese Arbeiten verweisen, wollen wir hier besonders zweien der vortrefflichen Darstellungen des Prager Botanikers (410 u. 412) nur das Wichtigste entnehmen, dem aus einigen bei Molisch nicht erwähnten Arbeiten noch einiges hinzuzufügen ist.

Während Beijerinck alle Leuchtbakterien unter einem genus *Photobacterium* vereinigen und Gorham (229) 20 von ihm untersuchte Arten auf zwei Gruppen, Bazillenformen und *Microspira*-Formen zurückführen wollte, zählt Molisch, der von Migula auf Grund morphologischer Merkmale gegebenen Einteilung folgend, 28 im Jahre 1907 bekannte und verhältnismäßig gut beschriebene Photobakterien auf:

1) *Micrococcus Pflügeri* Ludwig (*Photobacterium Pflügeri* Beijerinck, *Bacterium Pflügeri* (Ludwig) Reinelt [504]); 2) *Bacterium phosphoreum* (Cohn)

MOLISCH (*Micrococcus phosphoreus* COHN) (s. 504); 3) *Bacterium phosphorescens* FISCHER, nach MIGULA identisch mit *Photobacterium phosphorescens* BEIJERINCK; 4) *Bacterium Giardi* (KRUSE) MIGULA (*Bacillus phosphorescens Giardi* KRUSE); 5) *Bacterium argenteo-phosphorescens* (KATZ) MIG. (*Bacillus argenteo-phosphorescens II.* KATZ); 6) *Bacterium smaragdino-phosphorescens* (KATZ) MIG. (*Bacillus smaragdino-phosphorescens* KATZ); 7) *Bacillus phosphoreus* (KATZ) MIG. (*Bacillus argenteo-phosphorescens liquefaciens* KATZ); 8) *Bacillus argenteo-phosphorescens* KATZ (*Bacillus argenteo-phosphorescens I.* KATZ); 9) *Bacillus phosphoricus* (KATZ) MIG. (*Bacillus argenteo-phosphorescens III.* KATZ); 10) *Bacillus cyaneo-phosphorescens* KATZ; 11) *Bacillus Fischeri* (BEIJERINCK) MIG. (*Photobacterium Fischeri* BEIJERINCK; sehr nahe verwandt damit ist „Einheimischer Leuchtbacillus FISCHER“ (*Photobacterium Fischeri forma baltica* BEIJERINCK); 12) *Bacillus phosphorescens* FISCHER (*Photobacterium indicum* BEIJERINCK); 13) *Pseudomonas lucifera* MOLISCH (*Bacillus lucifer* MOLISCH); 14) *Pseudomonas italica* (FOÀ u. CHIAPELLA (REINELT (*Photobacterium italicum* FOÀ u. CHIAPELLA); 15) *Pseudomonas javanica* (EIJKMAN (MIG. (*Photobacterium javanense* EIJKMAN); 16) *Microspira photogena* MOLISCH (*Bacillus photogenus* MOLISCH); 17) *Microspira luminescens* MOLISCH (*Bacillus luminescens* MOLISCH); 18) *Microspira gliscens* MOLISCH (*Bacillus gliscens* MOLISCH); 19) *Microspira Dunbari* MIG. (*Vibrio Dunbar*); 20) *Microspira coronata* (FISCHER) MIG. (*Photobacterium coronatum* FISCHER); 21) *Microspira annularis* (FISCHER) MIG. (*Photobacterium annulare* FISCHER); 22) *Microspira glutinosa* (FISCHER) MIG. (*Photobacterium glutinosum* FISCHER); 23) *Microspira delgadensis* (FISCHER) MIG. (*Photobacterium delgadense* FISCHER); 24) *Microspira tuberosa* (FISCHER) MIG. (*Photobacterium tuberosum* FISCHER); 25) *Microspira degenerans* (FISCHER) MIG. (*Photobacterium degenerans* FISCHER); 26) *Microspira luminosa* (FISCHER) MIG. (*Photobacterium luminosum* FISCHER); 27) *Microspira caraibica* (FISCHER) MIG. (*Photobacterium caraibicum* FISCHER); 28) *Microspira papillaris* (FISCHER) MIG. (*Photobacterium papillare* FISCHER).

LODE (359) berichtet ferner noch über die leuchtenden *Vibrio Rumpel* und *Vibrio Elvers*, und WELEMINSKY (631) über leuchtende Choleravibrionen.

Bacterium phosphoreum (COHN) MOLISCH, die gewöhnliche Leuchtbakterie des Fleisches (s. Fig. 1), ist ein aërober, mit Anilinfarbstoffen sich leicht färbender Spaltpilz von stark variierender Gestalt und Größe und ohne Eigenbewegung. Bei niederer Temperatur (5—20° C) ist bei ihm die Lichtentwicklung am stärksten, besonders auf Gelatine, Agar, Kartoffelscheiben und in Milch. In Milchkultur dauert das Leuchten monatelang. Lufttrocken aufbewahrte Bakterien konnten noch nach mehr als 8 Tagen zur Entwicklung gebracht werden.

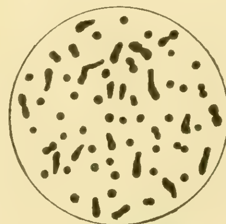


Fig. 1. *Bacterium phosphoreum* (COHN) MOLISCH. $^{950}/_{1}$. (Nach MOLISCH.)

Geeignete Nährböden für Leuchtbakterien haben besonders BEIJERINCK und MOLISCH angegeben. BEIJERINCK verwendet eine Abkochung von Fischen in Meerwasser, der 8 Proz. Gelatine, 0,5 Proz. Asparagin, 1 Proz. Glyzerin und etwa 1 Proz. Pepton zugesetzt werden. BEIJERINCK, der anstatt des Meerwassers auch $3^1/_2$-proz. Kochsalzlösung benutzte, hebt ferner hervor, daß das Nährsubstrat anstatt des Chlornatriums auch isotonische Mengen anderer Mineralsalze enthalten könne. Nach DUBOIS (154) läßt es sich durch entsprechende Mengen verschiedener Stoffe ersetzen.

Molisch bediente sich mit Vorteil einer folgendermaßen bereiteten Nährgelatine:

Auf 125 g Pferde- oder Rindfleisch wird 1 l aq. dest. gegossen und 1 Tag bei etwa 10° stehengelassen. Der abgepreßte Fleischsaft wird dann mit 3 Proz. NaCl versetzt, aufgekocht und abfiltriert. Zu dem Filtrat setzt er dann noch 10 g Pepton und 100 g Gelatine und neutralisiert mit NaOH bis zu schwach alkalischer Reaktion. Ein Zusatz von 0,5 Proz. Glyzerin befördert das Leuchten.

Lode (359) verwendet für *Vibrio Rumpel* und *Vibrio Elvers* Fleischwasserpeptonagar oder zwei verschiedene Stockfischagar.

Fischagar No. 1: 100 g getrockneter Stockfisch wird mit 700 ccm Wasser im Dampfe 4 Stunden gekocht und filtiert. Zum Filtrate kommen 300 ccm 1½ Proz. Agar im Dampftopfe gelöst, 10 g Pepton Witte, 20 g Meersalz. Mit Rosolsäure als Indikator wird leicht alkalisiert. Hierauf Klärung, Filtration. Zu je 10 ccm Agar 0,2 ccm Glyzerin. Fischagar No. 2 wird ebenso bereitet; nur wird Stockfischbouillon und konzentriertes Fleischwasser (1 kg Rindfleisch zu 1000 ccm Wasser) zu gleichen Teilen als Stammflüssigkeit angewendet.

Nach Gorham (229) lassen sich die Leuchtbakterien auf sehr einfachen Medien, wie z. B. einer Auflösung von Asparagin in destilliertem Wasser, züchten, der noch gewisse organische Säuren und etwas Natrium- oder Magnesiumsalz zugesetzt werden.

Eine auch dem nicht bakteriologisch Geschulten verständliche Anleitung zur Züchtung wie zur mikroskopischen und experimentellen Untersuchung von Leuchtbakterien hat kürzlich Reitz (507) gegeben.

Versuche über die Ersetzbarkeit des Kochsalzes durch andere Mineralsalze führten Molisch bei *Bacterium phosphoreum* zu folgendem Ergebnis. Nicht bloß das ClNa, sondern alle versuchten Chloride (ClNa, ClK, $MgCl_2$, $CaCl_2$) ermöglichen Vermehrung und Lichtentwicklung, ClK ruft sogar noch stärkeres Leuchten hervor als ClNa. Außer den Chloriden können aber auch andere Salze Wachstum und Leuchten veranlassen, so Kaliumnitrat, Jodkalium, Kaliumsulfat; Kalisalpeter scheint ein stärkeres Leuchten zu bedingen als Chlorkalium. Meistens, aber nicht immer, geht die Vermehrung mit starker Lichtentwicklung Hand in Hand, $MgSO_4$ führt indessen nur ein starkes Wachstum bei sehr schwachem Leuchten herbei.

Besonders bemerkenswert erscheint es aber, daß auch bei der marinen Leuchtbakterie *Bacillus photogenus* das NaCl durch viele andere Salze ersetzt werden kann, wobei sich aber gewisse Unterschiede mit dem Verhalten von *Bacterium phosphoreum* zeigten.

Die Salze sind nach Molisch nicht als notwendige Nährelemente aufzufassen, vielmehr als osmotische Faktoren. Uebrigens gibt es auch noch andere Leuchtbakterien, die des Kochsalzes nicht bedürfen, wie z. B. die von Kutscher aus Hamburger Leitungswasser und dem Kote verschiedener Personen gezüchteten Vibrionen (412).

Ueber die Einwirkung zahlreicher Nahrungsstoffe auf Wachstum und Leuchten des *Photobacterium phosphorescens* hat Beijerinck (39, 40) ausgedehnte Versuchsreihen angestellt. Er fand, daß Wachstum wie Lichtentwicklung hier die gleichzeitige Anwesenheit von Pepton und einer kohlenstoffhaltigen Verbindung erfordern. Alle Leuchtnährstoffe mit Ausnahme des Pepton rufen nach einiger Zeit das Aufhören des Leuchtvermögens hervor, da die Bakterien aus

ihnen Säuren bilden; nach deren Abstumpfung mit Soda tritt die Lichtentwicklung aber wieder auf. Beijerinck teilt die untersuchten Substanzen in Leuchtstoffe, wirkungslose Stoffe und lichtauslöschende Stoffe; zu ersteren gehören vor allem Glykose und Lävulose, bei denen die Photobakterien schon auf äußerst minimale Quantitäten mit Leuchten reagieren. Zur Qualität und Quantität der Disaccharide verhalten sich die einzelnen Arten sehr verschieden. Die eine wird schon durch 0,5 Proz. Rohrzucker im Wachstum und der Lichtentwicklung geschädigt, während eine andere davon noch 3—5 Proz. ohne Schaden verträgt.

Zu einer bemerkenswerten Auffassung gelangt Weleminsky (631) über die Fähigkeit der Bakterien, Licht zu produzieren. Auf Grund seiner Versuche an verschiedenen Kulturen von echten Choleravibrionen, von denen eine von vornherein leuchtete, während die beiden anderen erst nach einer Passage durch Taubenblut diese Eigenschaft zeigten, hält er das Leuchten gar nicht für einen Artunterschied, vielmehr nur für die bis zu einem sehr hohen Grade gelangte Fähigkeit, sich mit dem Sauerstoff der Luft zu verbinden, wie sie in geringerem Maße auch den gewöhnlichen Choleravibrionen zukommt. Auch schloß er aus dem schwächeren Leuchten der Kommabazillen in Agarkulturen im Vergleich zu Bouillonkulturen, daß auch die Behinderung der freien Bewegung unter sonst gleichen Umständen das Leuchtvermögen herabsetzt.

Barnard und Macfadyen (25) sahen das Leuchten der Bakterien nach dem Zerreiben sofort verschwinden und halten es daher für gebunden an den intakten Organismus.

Auf die Bedeutung des Sauerstoffes und der Temperatur für die Lichtproduktion der Leuchtbakterien wie auch auf Spektrum, Intensität, methodische und technische Verwendung derselben werden wir in späteren Abschnitten eingehen.

Sowohl bei Rind-, wie auch bei Pferde-, Schwein-, Kalb- und Gänsefleisch kam Molisch stets auf Bacterium phosphoreum, das übrigens zu den verbreitetsten Bakterien gehört und sich auf dem Fleische der Eiskeller, Schlachthäuser, Markthallen und Küchen findet. Nach Molisch gelingt es daher auch jederzeit mit Leichtigkeit, sich leuchtendes Fleisch zu verschaffen. Es genügt dazu, das vom Schlächter gelieferte Fleisch in eine 3-proz. Kochsalzlösung zu tauchen und dann bei gewöhnlicher, nicht zu hoher Zimmertemperatur, im Winter am besten bei 9—12° C, in einer Glasschale so unterzubringen, daß seine untere Hälfte in der 3-proz. Kochsalzlösung liegt, während die obere unter einer Glasglocke in feuchte Luft ragt. Dabei werden etwa 89 Proz. der Rindfleischproben und etwa 65 Proz. der Pferdefleischproben leuchtend. Auch das Einlegen von Fleischstücken in Kochsalzlösung für die Dauer einer Viertelstunde genügte meist, um in diesen Fleischwasserproben Leuchten hervorzurufen. Das der Salzwassermethode unterworfene Rindfleisch beginnt nach 1—4 Tagen zu leuchten und leuchtet 1—6 Tage lang.

Die Begünstigung der Lichtproduktion durch Salzwasser führt Molisch teils auf die halophile Eigenschaft des Bacterium und teils auf die für andere Bakterien entwicklungshemmende Wirkung zurück, die den Leuchtbakterien den Kampf ums Dasein erleichtert, in welchem sie indessen den Fäulniserregern gegenüber erliegen.

Bei toten Seefischen und anderen marinen Tieren, von welchen

Molisch ebenfalls die Photobakterien abzüchtete, ergab sich als Ursache des Leuchtens niemals *Bacterium phosphoreum*, vielmehr fand Molisch allein in Triest 4 neue Arten, *Bacillus photogenus*, *luminescens*, *gliscens* und den besonders intensiv leuchtenden und auch in der Nord- und Ostsee vorkommenden *Bacillus lucifer*.

Schon Heller (264) gibt an, daß alle Seetiere nach dem Tode in 24—48 Stunden zu leuchten beginnen, und Molisch konnte es bei Austern, Seesternen, *Eledone*, *Pinna*, *Lima*, *Mytilus* und unter den Crustaceen besonders bei den marinen Amphipoden bestätigen (410, p. 73).

Auch über das Leuchten von Süßwasserfischen hat Molisch zahlreiche Versuchsreihen durchgeführt, die ihn zu dem Ergebnis führten, daß das hier gelegentlich beobachtete Leuchten stets auf eine Ansteckung durch photogene Spaltpilze mariner Fische zurückzuführen ist, da die Experimente mit nicht infizierten Süßwasserfischen durchaus negativ verliefen (410, p. 76).

Das Leuchten der Soleier führt Molisch (412) auf *Bacterium phosphoreum* wie auch dasjenige der Kartoffeln (vgl. 299) auf bakterielle Infektion zurück.

Die bereits von Heller richtig gedeutete und auch von Ludwig (365, p. 70) und Kohlmann beobachtete Lumineszenz von Würsten (s. 410, p. 64) konnte Molisch bei 50 Proben nur einmal beobachten, aber auch hier gelang es ihm, in allen Fällen *Bacterium phosphoreum* nachzuweisen.

Von besonderem praktischen Interesse ist die Frage nach der pathogenetischen Wirkung der Leuchtbakterien bezw. der leuchtenden Nahrungsmittel. In Wien soll einmal ein Kaufmann, der leuchtende Würste verkauft hatte, unter dem Verdachte der Anwendung von Phosphor verklagt worden sein (119, p. 17), und auch in neuester Zeit scheinen die Schlächter das Leuchten ihrer Ware, vielleicht mehr aus Rücksicht auf den Aberglauben des Publikums, möglichst zu verbergen (vgl. 410, p. 56). In Triest wird aber in der warmen Jahreszeit ein großer Teil der Fische in leuchtendem Zustande verkauft, ohne daß die Käufer eine Ahnung davon haben (410, p. 72). Leuchtendes Fleisch und leuchtende Fische können auch noch vollkommen genießbar sein, da ja die Lichtentwicklung durch die Fäulnis vernichtet wird und weil außerdem *Bacterium phosphoreum* schon bei 30° abstirbt (412, p. 628). So konnte denn auch Tollhausen (596) bei mehrmaligem Genusse von leuchtender Salzbouillon und einer hellleuchtenden Gelatinekultur von *Bac. phosphorescens* Fischer keinerlei nachteilige Wirkung an sich selbst beobachten.

Auch bei der Ansiedelung auf menschlichen Wunden scheinen die Leuchtbakterien keinen besonders schädlichen Einfluß auf den Heilungsverlauf auszuüben. Im Gegenteil wird von den französischen Militärärzten Percy und Laurent, deren Angaben noch aus vorantiseptischer Zeit (1820) stammen, betont, daß die leuchtenden Wunden in den meisten Fällen heilen und sich an ihnen nur äußerst selten der Wundbrand einstellt (s. 119, p. 15, u. 173, p. 518). Auch Fournier Pescay berichtet über leuchtende Wunden beim Menschen (173, p. 518). Heutzutage wird sich wohl kaum mehr Gelegenheit zur Entwicklung der Leuchtbakterien auf menschlischen Wunden bieten, da auch hier jedenfalls Luftzutritt, also Offenbleiben, ferner

Feuchtigkeit und im übrigen eine etwa zweitägige Vernachlässigung der Wunde Bedingung sein würden.

Natürlich bildet auch Menschenfleisch einen geeigneten Nährboden für *Bacterium phosphoreum*, wie die Infektionsversuche von Molisch (410) ergaben. Merkwürdigerweise leuchtet indessen das Menschenfleisch niemals ohne besondere Infektion, ein Beweis dafür, daß die Ansteckung mit Leuchtbakterien nicht durch die Luft, sondern nur durch direkte Uebertragung zu erfolgen pflegt. In der älteren Literatur finden sich allerdings auch einige Angaben über das Leuchten menschlicher Leichen, das gelegentlich in anatomischen Instituten wie auf Schindangern und Hochgerichten (173, p. 467) beobachtet worden sein soll und von Pellétan und Mascagni sogar als häufiges Ereignis bezeichnet wird (119, p. 13; 410, p. 66; 173, p. 518). Heller sah ein in Seewasser eingelegtes menschliches Gehirn leuchten (s. 410).

Das Leuchten von Blut wird nur 1811 zusammen mit ganz unwissenschaftlichen Angaben berichtet (s. 173, p. 472).

Auch das gelegentlich beobachtete Leuchten des Harnes, die Phosphurie, ist jedenfalls auf Bakterien zurückzuführen. Die ältesten Mitteilungen von Azara (19) und Langsdorf (331) beziehen sich auf das Stinktier (*Viverra Mephitis*), dessen stinkender Harn nach Angaben eines Geistlichen in Paraguay und eines anderen in Kalifornien, in letzterem Falle noch beim Stehen im Glase, phosphoreszierte (s. 173, p. 456 u. 472). Panceri konnte das gleiche bei Mephitis lybica nicht bestätigen (455, 119, p. 15), sah aber beim Menschen in zwei verschiedenen Fällen die Entleerung leuchtenden Urins. Sehr eingehend hat sich Pflüger (476) mit der Ursache dieser Erscheinung beschäftigt, und er kommt auf Grund einer genauen Prüfung der älteren Angaben zu dem Schlusse, daß in diesen Fällen leuchtende Schizomyceten in die Blase gelangt sein müssen (p. 253, 254). Nur wenige ausführlich mitgeteilte Beobachtungen lagen vor, bei welchen es sich übrigens um ganz gesunde Personen handelte. In dem von Guyton-Morveau (244) mitgeteilten Falle des Dr. Jurine wurden die Bretter einer Tür durch den darauffallenden Harn an einigen Stellen sanft leuchtend, und die in dem Winkel angehäuften Baumblätter bedeckten sich mit leuchtenden Punkten. Um zunächst bei diesem Falle zu bleiben, so scheint mir dabei als eventuelle Erklärungsmöglichkeit auch in Betracht zu kommen, daß vielleicht das Holz der Türbretter wie auch die Blätter mit leuchtfähigem Pilzmycel besetzt waren, das seinerseits durch den chemischen und mechanischen Reiz des darauffallenden Harnes in ein stärkeres Leuchten versetzt wurde, als es vorher bemerkbar war. Gegen den Einwand, daß Pilzmycelien kontinuierlich geleuchtet haben würden, kann ich mich auf Pfeffer (474, p. 855) berufen, welcher es auch natürlich nicht für ausgeschlossen hält, daß bei Pilzen und Bakterien die Lichtentwicklung durch einen plötzlichen Wechsel vorübergehend mehr oder minder verringert oder gesteigert wird. Die Mycelien müßten sich nur in einem Entwicklungsstadium befunden haben, in welchem ihre spontane Leuchtfähigkeit noch nicht eingetreten oder bereits wieder verschwunden war, ein Zustand, wie er für Bakterien durch die oben erwähnten Untersuchungen von Beijerinck und Molisch beschrieben ist.

Daß der menschliche Harn ein ganz günstiges Substrat für

leuchtende Organismen bildet, wußte schon Spallanzani (555, s. 173, p. 441). Wie Pflüger hervorhebt, ist dies jedenfalls auf seinen Gehalt an Chloriden, oder, wie wir sagen können, überhaupt an Salzen, zurückzuführen.

Allerdings steht auch nichts der Auffassung von Pflüger im Wege, daß das Aufleuchten des zunächst nicht leuchtend entleerten Harnes durch den in dem Blasenharne herrschenden Sauerstoffmangel und die intensive Sauerstoffberührung des bakterienhaltigen Urins beim Zerstieben an der Wand zustande kam. In einem Falle von Guyton Morveau (244, s. 134) entstand ein schwaches, weißliches Licht, erst als der Harn gegen eine Mauer fiel. Die Fälle von Driessen (134), bei welchen der Harn gegen eine Mauer entleert wurde, lassen sich kaum durch die Annahme eines hier unwahrscheinlichen Pilzmycels, vielmehr wohl nur durch die Entleerung von leuchtfähigen Bakterien deuten, zumal da in zweien der von Driessen an sich selbst beobachteten drei Fälle schon der ganze Strahl ein helles Licht verbreitete; dabei leuchtete der Erdboden 2—3 Minuten lang in sehr starkem weißlichen Lichte. Driessen bemerkte auch vor und nach jenen Phosphurien mehrmals eine milchige Trübung des Harnes. Er nimmt an, daß sich der Harn bereits in der Blase in ammoniakalischer Gärung befand (p. 266), woraus auf reichliches Vorhandensein von Bakterien geschlossen werden kann (vgl. Pflüger, 476, p. 253).

Ebenfalls auf leuchtende Bakterien führt Pflüger die wenigen bisher berichteten Fälle von Leuchten des menschlichen Schweißes zurück (476, p. 254), welches Ehrenberg wie das des Harnes als ein passives Leuchten in das Gebiet der Chemie (er meint damit jedenfalls die leblose Natur) verwies (173, p. 568).

Von einer italienischen Dame berichtete Bartholin, daß sie nachts stark leuchtete (s. 301, p. 131). Hermbstädt (272) kannte einen Thüringer Bauern, der so oft leuchtete, als er stark schwitzte (s. 476, p. 254), besonders unter den Armen, und der dabei einen eigentümlichen Geruch von sich gab. In dem Falle von Henkel (266) leuchtete das ausgezogene Hemd, in dem sich rötliche Flecken zeigten, und man bemerkte einen harnhaften Geruch, doch mehr wie alter eingemachter Sauerkohl.

Etwas unwahrscheinlich klingt die an Panceri (451, s. 119) gerichtete briefliche Mitteilung eines Falles, in welchem ein Junge von 13 Jahren eines Morgens zahllose Leuchtpunkte an seinem Schenkel beobachtete und die Spuren der Fingerstriche auf seiner Haut leuchten sah.

Immerhin könnte es sich auch bei diesem Falle wie jedenfalls bei den anderen um die zufällige Ansiedelung von Leuchtbakterien in einer infolge grober Unreinlichkeit aus Schweiß und Schmutz gebildeten Rindenschicht der Haut handeln.

Auch lebende Tiere können durch bakterielle Leuchtinfektion eine eigene Lichtproduktion vortäuschen. Hier sei zunächst der interessanten Versuche von Giard und Billet (218, 219) gedacht, denen es gelang, von einem leuchtend aufgefundenen Amphipoden *Talitrus* die leuchtenden, von ihnen als *Diplobacterium* bezeichneten Mikroorganismen auf zahlreiche andere Tiere derselben und anderen Art zu überimpfen. Sie brachten über 300 Talitren, zum Teil bis zur neunten Passage, und *Orchestia* bis zur vierten, dadurch zum Leuchten, daß sie eine Antenne nach Abschneiden der Spitze in das

Blut eines leuchtenden *Talitrus* tauchten. Die Tiere fingen dann stets nach 2—3 Tagen an, von innen her grünlich zu leuchten; am 3. und 4. Tage leuchteten sie am schönsten, gingen aber nach etwa 6 Tagen zugrunde; die Orchestien sprangen allerdings noch nach 7 Tagen leuchtend herum. Auch die toten Tiere leuchteten noch für einige Stunden. Die Impfung gelang ferner bei *Hyale Nilssoni*, *Ligia oceanica*, wie bei den Isopoden *Philoscia muscorum* und *Porcellio scaber*, und eine mit Talitrenblut geimpfte Wunde von *Carcinus Maenas* blieb 8—10 Tage leuchtend. Die besonders zwischen den Muskeln gefundene Leuchtbakterie ließ sich 3—4 Tage auch allein in Meerwasser halten, und auch eine Bouillonkultur davon bewährte sich zum Ueberimpfen dieser maladie phosphorescente. Bemerkenswert erscheint es ferner, daß die mit 3—4-proz. NaCl bereiteten Agar- und Gelatinekulturen selbst nicht leuchteten, daß aber Talitren und Orchestien davon leuchtend wurden.

Selbst eine Leuchtinfektion kaltblütiger Wirbeltiere ist schon gelungen. TARCHANOFF (576) hat nämlich Fröschen leuchtende Bouillonkultur in den Lymphsack injiziert und besonders in der Zunge ein 3—4 Tage lang anhaltendes Leuchten beobachten können.

An Warmblütern sind derartige Versuche zunächst aussichtslos, weil die meisten Photobakterien schon bei niederer Körpertemperatur absterben, doch weisen die Erfahrungen von WELEMINSKY an Choleravibrionen darauf hin, daß auch hier die Akten noch nicht geschlossen sind.

2. Radiolarien. Dinoflagellaten (Peridineen). Cystoflagellaten.

Außer bei den Bakterien wird eine selbständige Lichtproduktion von Protisten nur in der Klasse der Rhizopoden bei Radiolarien und in der Klasse der Mastigophoren (Flagellaten, Geißelinfusorien) in den Ordnungen der Dinoflagellaten (Cilioflagellaten) und Cystoflagellaten beobachtet.

Das Leuchtvermögen mancher Radiolarien wurde zuerst von TILESIUS (588, 589), dann auch von BAIRD (21), MEYEN (397) und GIGLIOLI (223) angegeben und von BRANDT (66) sichergestellt. Auch MEYER und MACDONALD sollen das Leuchten von *Thalassicolla* beschrieben haben (s. 486, p. 156). BRANDT erkannte die Leuchtfähigkeit auf Reiz zuerst bei *Myxosphaera coerulea*, dann auch bei *Collosphaera inerme*, *Huxleyi*, *neapolitanum*, *punctatum* und vermutet danach, daß alle Polyzoen Leuchtvermögen besitzen. Auch bei *Thalassicolla nucleata* konnte er eine starke Lumineszenz durch Bewegen des Wassers oder durch Süßwasser hervorrufen. BRANDT sah bei *Sph. punctatum* mit Bestimmtheit, daß stets nur der zentrale Teil der einzelnen Individuen aufleuchtete, und glaubt, geleitet von den Angaben RADZISZEWSKIS, wonach namentlich fettartige Substanzen bei langsamer Oxydation leuchten, die große Oelkugel im Zentrum jedes Sphärozoenindividuums als „das Leuchtorgan" annehmen zu dürfen, obschon der leuchtende Fleck für diese Oelkugel doch etwas zu groß erschien.

Die Dinoflagellaten werden wegen ihres Besitzes von Chlorophyll und Kohlensäure assimilierenden Chromatophoren von den Botanikern als Peridineen zu den einzelligen Thallophyten gestellt, doch

wurde bei ihnen auch die Aufnahme geformter Nahrung mittels einer Mundöffnung beobachtet. Sie tragen am Kreuzungspunkte einer ihren aus Cellulose bestehenden Panzer in zwei Stücke abteilenden Querfurche mit einer Längsfurche zwei lange Plasmacilien (s. 273 u. 570), durch deren peitschenartige Schwingungen ihre taumelude Fortbewegung im Wasser entsteht.

Unter den Dinoflagellaten (Peridineen) ist die Lumineszenz nachgewiesen bei *Ceratium tripos* (*Peridinium tripos*), *C. furca* Duj., *C. fusus*, *Prorocentrum micans*, *Pyrodinium bahamense* Plate, *Peridinium divergens* Ehrbg., *P. splendor maris* Ehrbg., *P. trichoceros*, *P. candelabrum ?*, *P. eugrammum ?*, *P. Seta ?*, *P. fuscum ?*.

Während die Noctiluken bereits 1717 erwähnt werden, scheinen andere Infusorien als Ursache des Meerleuchtens zuerst von Baster (28) und Viviani (618, s. 173, p. 504) vermutet, dann von Tiedemann (1811) im Adriatischen Meere gefunden und von Pfaff (472) in seiner Schrift über das Kieler Seebad (1823) nachgewiesen zu sein (s. 475, p. 276). Pfaff (473) wie auch Quoy und Gaimard (493, s. 475, p. 280) untersuchten auch schon die Wirkung chemischer Reizung auf die leuchtenden Meeresinfusorien. Auch Tilesius (593, s. 475, p. 286) zählt unter den leuchtenden Tieren die Infusionstierchen auf, von denen er und Mc Culloch hervorheben, daß ihr Licht mit dem Tode verschwindet. 1830 wies dann Michaelis (402, s. 410, p. 13) nach, daß bei Kiel das Leuchten des Meeres nur durch lebende Leuchtinfusorien hervorgerufen wird, die ihm beim Filtrieren des Meerwassers auf dem Filter blieben (s. 476, p. 242). Ehrenberg (171, s. 410, p. 13) konnte in den ihm übersandten Proben die Anwesenheit von Peridineen bestätigen und das Leuchten von *Peridinium* (jetzt *Ceratium*) *tripos*, *P. fusus*, *P. furca* und *Prorocentrum micans* feststellen. Dieselben leuchtenden Peridineen fand Ehrenberg dann in Triest und fügte ihnen in Neapel noch eine weitere Art, *Peridinium splendor maris*, hinzu (175, s. 410). In seiner großen Arbeit über das Leuchten des Meeres (173) bildet Ehrenberg auch die Leuchttierchen der Ostsee ab, die er als *Peridinium tripos*, *furca*, *fusus*, *Michaelis*, *acuminatum* und *Prorocentrum micans* bezeichnet. Später beobachtete noch Stein (566, s. 410) das Aufblitzen der Peridineen der Kieler Bucht bei mechanischer Reizung wie in den Momenten starker Bewegung und Erregung, und Reinke (506, s. 410) untersuchte den Einfluß mechanischer, chemischer und elektrischer Reizung auf die Lichtproduktion von *Ceratium tripos*.

Mit Rücksicht auf den Widerspruch zwischen diesen zahlreichen positiven und den völlig negativen Befunden von Claparède und Lachmann und Gourret über leuchtende Peridineen untersuchte auch Molisch (410, p. 16) wieder eingehend das leuchtende Plankton in Triest; er prüfte die mit dem Planktonnetz gefischten Organismen einzeln auf dem Objektträger auf ihre Leuchtfähigkeit, indem er sie durch einen am Deckgläschen hängenden Tropfen von destilliertem Wasser, Säuren oder Alkohol reizte. Dabei ergab sich, daß im Hafen von Triest besonders *Peridinium divergens* Ehrenbg. (s. Fig. 2) am Meerleuchten einen hervorragenden Anteil hat. Die anderen Peridineen (s. Fig. 3) zeigten, wahrscheinlich weil sie schon tot oder dem Absterben nahe waren, das Aufblitzen nicht. Für die Arten *Ceratium tripos*, *furca* und *fusus* (s. Fig. 3) wie für *Prorocentrum micans* (Fig. 4) hat Ehrenberg das Leuchtvermögen auch nach Isolierung von anderen

Arten sichergestellt; bei dem in der Ostsee bei Wismar gefangenen *Peridinium acuminatum* gelang die scharfe Isolierung nicht (p. 541); für *P. Michaelis* scheint er darüber nichts anzugeben.

Bei *Ceratium tripos* ist nochmals und eingehender durch Zacharias (647) die Abhängigkeit der Lichtproduktion von äußeren und inneren Bedingungen untersucht worden. Zacharias, der seine Versuche im Oktober anstellte, wo diese Organismen in der Kieler

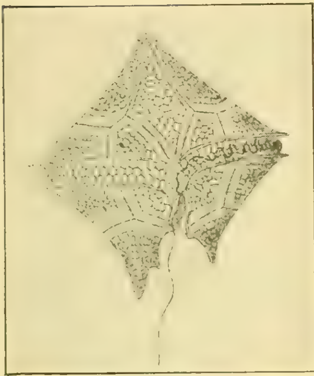


Fig. 2.

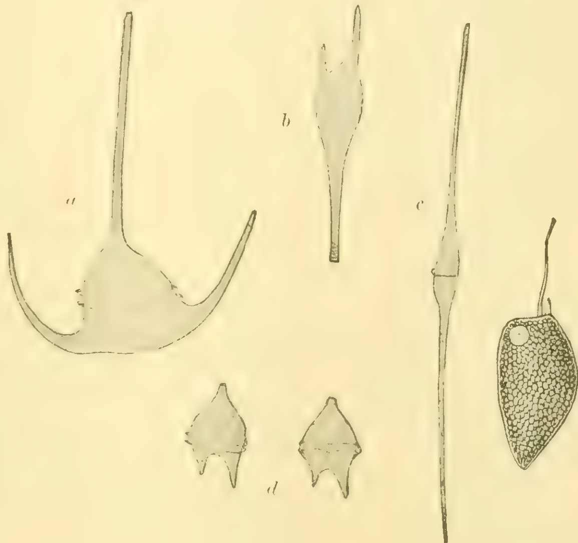


Fig. 3. Fig. 4.

Fig. 2. *Peridinium divergens* Ehr. (nach Schütt).

Fig. 3. Peridineen aus dem Meeresplankton von Triest. *a Ceratium tripos* Nitsch, *b Ceratium furca* Duj., *c Ceratium fusus*, *d Peridinium divergens* Ehr. $^{236}/_{1}$. (Nach Molisch.)

Fig. 4. *Prorocentrum micans.* Stark vergr. (Aus G. de Kerville.)

Bucht besonders häufig sind, fand, daß ihr Leuchten nicht spontan, sondern stets erst durch den Reiz des Zusammenstoßes mit anderen Individuen erfolgt, daß eine bestimmte Anzahl von Ceratien also um so seltener ihre Blitze aussendet, je größer die Wassermenge ist, in der sie sich bewegen. Weiter prüfte Zacharias zahlreiche chemische Substanzen auf ihre die Lumineszenz erregenden Eigenschaften und entdeckte eine interessante tägliche Periodizität der Leuchtfähigkeit der Ceratien, worauf wir in den entsprechenden Kapiteln dieser Arbeit zurückkommen werden.

Einer erst vor wenigen Jahren von Plate (481) beschriebenen Leuchtperidinee verdankt der Feuersee bei Nassau im Bahama-Archipel seinen Namen. Dieser „Waterloo- oder Firelake“, der den Besuchern für 2 Schillinge gezeigt wird, ist durch einen Kanal mit dem Meere verbunden und zeigt das ganze Jahr über, sobald der Wasserspiegel irgendwie bewegt wird, ein herrliches Leuchten wie flüssiges Silber. Nur nach anhaltenden Regenfällen, die den Salzgehalt des Sees beträchtlich herabsetzen und dadurch die leuchtenden Dinoflagellaten massenhaft zum Absterben bringen, wird das Leuchten stark ab-

geschwächt. *Pyrodinium bahamense* Plate (Fig. 5—7) ist den *Peridinium*-Arten ähnlich und verhält sich auch wie diese in seiner Lichtproduktion auf mechanische, chemische und thermische Reize. Ob die Lumineszenz wirklich auch spontan eintritt, scheint mir nach den Erfahrungen an den meisten übrigen leuchtenden Organismen wie besonders denen von Zacharias an *Ceratium tripos* zum mindesten fraglich. Das gleiche gilt von den Oxydationsvorgängen an Oeltröpfchen, die hier die Ursache der Lichtproduktion sein sollen.

Was die Süßwasser-Peridineen angeht, welche nach den Behauptungen von Werneck ebenfalls leuchtende Formen aufweisen sollten, so sind wir durch Ludwig (367) und besonders durch Molisch (410, p. 21), der zahlreiche Arten verschiedener Herkunft mit den ziemlich bei allen Leuchtorganismen mit Sicherheit zum Ziele führenden Mitteln chemischer Reizung auf ihr Leuchtvermögen prüfte, darüber aufgeklärt, daß eine Lumineszenz bei Süßwasser-Peridineen bisher

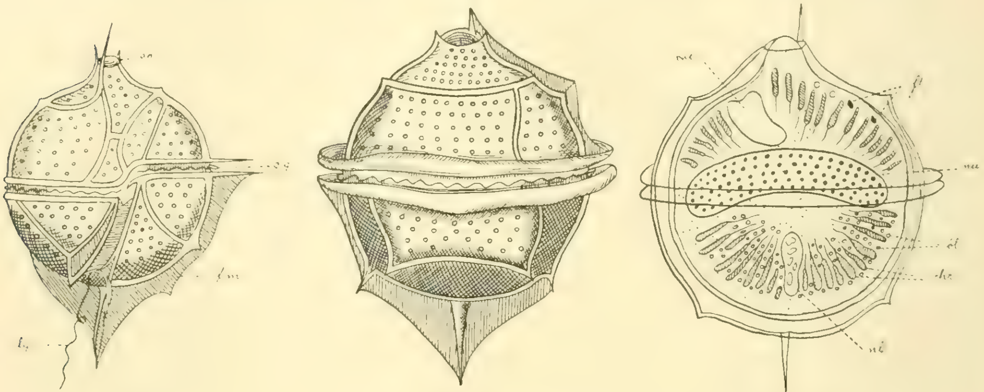


Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7.

Fig. 5. *Pyrodinium bahamense* (schematisiert nach Plate). Von unten. *ap* Apex, *qg* Quergeißel, *lg* Längsgeißel, *fm* Flügelmembran.

Fig. 6. *Pyrodinium bahamense*. Ansicht von oben. (Schematisiert nach Plate.)

Fig. 7. *Pyrodinium bahamense*. Optischer Schnitt. *ft* Fetttröpfchen, *nu* Kern, *öl* Oeltröpfchen, *chr* Chromatophoren, *nb* Nebenkörper, *vac* Vakuole. (Schematisiert nach Plate.)

nicht nachgewiesen werden konnte, wie überhaupt noch kein einziges Süßwasserplanktonwesen weder aus dem Pflanzen- noch aus dem Tierreiche gefunden ist, welches Licht zu erzeugen imstande wäre.

Als leuchtende Peridineen finden sich bei Della Valle (119, p. 66) und Ehrenberg (176) noch *Peridinium trichoceros, P. candelabrum, P. eugrammum, P. Seta* u. a. aufgezählt, bei Gadeau de Kerville (305, p. 27) auch noch ein *P. fuscum* Ehr.

Die Cystoflagellaten besitzen einen von einer Membran umschlossenen Gallertkörper. Zu ihnen gehört die leuchtende *Noctiluca miliaris* Suriray (*Noctiluca scintillans, Miliaria noctiluca, Mammaria scintillans* Ehrg., *Medusa scintillans* Macartney, *Mammaria atlantica, Physematium atlanticum, Medusa reniformis* Slabber, *Orethusa pelagica* Péron u. Lechenault, *Gleba*, das Kugel-, Nabel-, Warzen- oder Kranztierchen), *Pyrocystis noctiluca* Murray, *P. fusiformis* Murray, *P. pseudonoctiluca* Wyv. Thomson, *P. lunula, Leptodiscus? Blepharocysta splendor maris.*

Einige dieser in die Nähe der Peridineen gehörigen Protisten beteiligen sich in den Tropen durch ihr massenhaftes Auftreten am glänzendsten Meerleuchten. Es sind die Arten der Gattung *Pyrocystis*, die meist schon zu den Cystoflagellaten gestellt werden. Im westlichen Stillen Ozean gelang es den Naturforschern der Challenger-Expedition, die Arten *Pyrocystis noctiluca* und *fusiformis* zu isolieren und ihr Aufleuchten beim Umschütteln des Wassers zu beobachten (305, p. 33). Nach längerem Schütteln erlosch ihre Leuchtkraft, um sich aber nach einer Stunde der Ruhe wie vorher zu bewähren. *Pyrocystis noctiluca* (Fig. 8) ist eine bräunliche Protoplasmakugel mit einem Durchmesser von 0,5–0,8 mm, während *fusiformis* (Fig. 9) eine spindelförmige Gestalt besitzt (305).

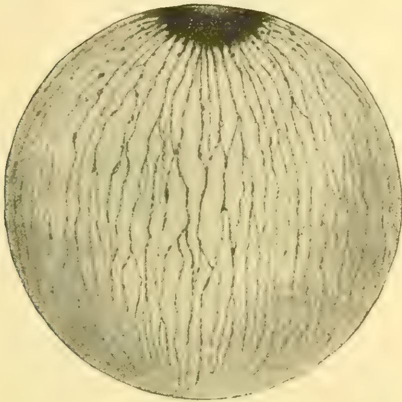


Fig. 8. *Pyrocystis noctiluca* Murray (nach Chun).

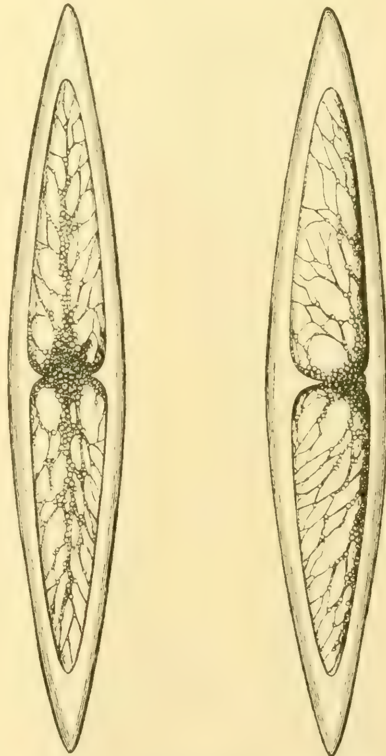


Fig. 9. *Pyrocystis fusiformis.* $^{100}/_{1}$. (Aus G. de Kerville.)

Genauere Angaben über die systematische Stellung wie über die Lichtproduktion dieser Arten scheinen nicht vorzuliegen. Nach Molisch (410, p. 20) gibt es noch eine dritte leuchtende Art, *Pyrocystis pseudonoctiluca*, deren Lumineszenz Blackman (51) unter dem Mikroskope beobachtete. Bei Apstein (11, p. 21) findet sich endlich auch noch *Pyrocystis lunula* als leuchtend erwähnt.

Wohl das bekannteste lichtproduzierende Lebewesen ist die auch am Meerleuchten besonders der Nordsee hervorragend beteiligte *Noctiluca miliaris*, mit deren Lumineszenz sich zahlreiche Beschreibungen und auch einige experimentelle Untersuchungen beschäftigen. Bereits 1717 erschien von Dartous de Mairan in Bordeaux eine Dissertation Sur la cause de la lumière des phosphores et des Noctiluques (113, s. 173, p. 423). Ob diese freilich unseren Noctiluken entsprechen, vermag ich nicht anzugeben. Nach Bütschli (81, p. 1030) wird unser Leuchttierchen zuerst 1742 von Sparshall, nach Quatrefages dann 1764 von Rigaud erwähnt, dem nach Ehrenberg

die Entdeckung zukommt (173, p. 427). Forster soll es damals auch am Kap der guten Hoffnung angetroffen haben, und bereits 1778 wurde es vom Abbé Dicquemare (124) im leuchtenden Seewasser von Le Havre mikroskopisch als kleines rundes Tierchen erkannt. Seinen Namen erhielt es durch Suriray, einen Arzt in Le Havre, der 1810 an die Académie des sciences (1836) über *Noctiluca* berichtete; als merkwürdiges Zusammentreffen erwähnt er das Aufhören des Meerleuchtens in Le Havre zur Zeit der Cholera. Er glaubte, an den winzigen Tierchen Mund, Magen und Ovarien zu erkennen, und auch noch Ehrenberg (173, p. 543) stellt 1834 die *Noctiluca* als *Mammaria scintillans* zu den Acalephen (Quallen). Dieser gründliche Erforscher der leuchtenden Organismen fand in Helgoland das Meer erfüllt von lebenden Gallertkügelchen, von denen er 10—20 mit einem einzigen Uhrglase schöpfen konnte und deren selbständiges Leuchten er in zahlreichen Fällen untersuchte. Durch Branntwein, Brunnenwasser oder erhitztes Seewasser, wie auch durch Bewegen des Wassers ließ sich die Lichtproduktion hervorrufen.

Nachdem auch Blainville und Verhaeghe (613) das Leuchten der Noctiluken beobachtet und Van Beneden sie 1843 in richtigerer Erkenntnis ihrer Organisation in die Klasse der Rhizopoden eingeordnet hatte, war es vor allen Quatrefages (490, 491), der ihnen eine genaue Beschreibung und experimentelle Untersuchung widmete. Zur Orientierung über die Struktur der jetzt zu den Cystoflagellaten gezählten *Noctiluca miliaris* möge die Fig. 10 dienen. Quatrefages fand *Noctiluca miliaris* in Boulogne als einzige Ursache des Meerleuchtens. Sie trat dort in so ungeheuren Mengen auf, daß etwa der siebente Teil des oberflächlichen Meerwassers durch Noctiluken ersetzt war und daß diese, obgleich das einzelne Tier nur einen Durchmesser von $^1/_5$—$^1/_3$ mm besaß, in einer 15 cm hoch mit leuchtendem Seewasser gefüllten Flasche eine 5 cm dicke Schicht bildeten. Nach der Berechnung von Rymer Jones können in einem Kubikfuß 30000 Exemplare vorhanden sein, und Weitlaner schätzte die Zahl der Noctiluken in chinesischen Gewässern auf 60 in 250 g Seewasser (s. 569, p. 295). Es läßt sich danach der ununterbrochene Zusammenhang der leuchtenden Fläche bei etwas bewegter See wohl verstehen. Umfangreiche Versuche stellte Quatrefages außer über die Intensität auch über die Beeinflussung der Lumineszenz der Noctiluken durch mechanische, thermische, chemische und elektrische Reizung an, wie ferner auch über das Verhalten in verschiedenen Gasen und im Vakuum und über die Frage der Wärmeentwicklung bei der Lichtproduktion.

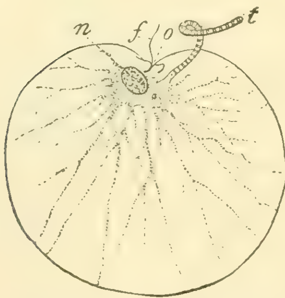


Fig. 10. *Noctiluca miliaris.* *n* Kern, *t* Tentakel, *o* Mundöffnung, *f* Lippengeißel. (Aus Hertwig.)

Besonders wertvolle Ergebnisse lieferte die Beobachtung des Leuchtphänomens mittels Lupe und Mikroskopes. Schon Ehrenberg hatte dabei gefunden, daß das Licht bei den Noctiluken an verschiedenen Stellen wie auch auf der ganzen Oberfläche des Körpers auftreten kann, und daß sich die leuchtenden Punkte bei stärkerer Vergrößerung in einen ganzen Sternenhimmel auflösen, dessen ein-

zelne Leuchtpünktchen er als die lichtproduzierenden Organe ansah (s. 119, p. 65).

Noch genauer beschreibt QUATREFAGES diese unabhängig auch von ihm gefundenen Erscheinungen. Bei 30-facher Vergrößerung schien das Leuchten noch gleichmäßig verteilt, bei 60-facher sah er unzählige strahlende Punkte auf weißem Grunde aufleuchten und wieder verschwinden; mit 150-facher endlich konnte er erkennen, daß die funkelnden Sternchen im Zentrum der leuchtenden Stellen am dichtesten gesät waren und sich nach dem Rande zu allmählich verloren, um darüber hinaus nur noch vereinzelt aufzutreten (s. Fig. 11).

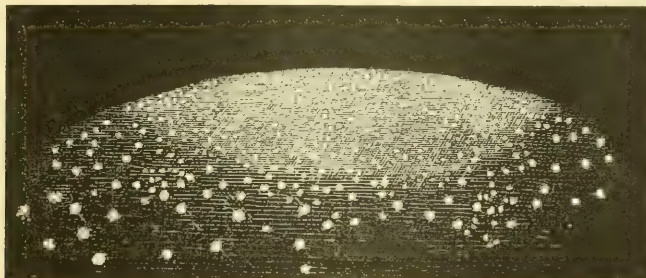


Fig. 11. Ein Leuchtpunkt von *Noctiluca miliaris* bei 240facher Vergr. Nach QUATREFAGES.

Auch QUATREFAGES beobachtete, daß das Leuchten nicht an die Integrität des Tierchens gebunden ist, da einzelne Fragmente derselben, wenn auch schwächer und in kleineren Lichtpunkten, noch lumineszieren. Bei andauernder heftiger Reizung zeigte sich die Lichterscheinung mehr zeitlich und räumlich ununterbrochen; ein Leuchten über den ganzen Körper soll den nahen Tod verkünden. Aus all diesen Beobachtungen wie auch aus dem Nichtleuchten des Filtrates zog QUATREFAGES bereits den Schluß, daß bei *Noctiluca* keine besonderen Leuchtorgane bestehen und auch kein Leuchtsekret nach außen abgeschieden wird.

Nach VIGNAL (s. 305, p. 28) besteht *Noctiluca* aus 3 Teilen, 1) der Umhüllungshaut und intrazellulären Flüssigkeit, 2) dem Protoplasma mit Kern, 3) dem System verdauender Vakuolen und dem Tentakel. Nur das zentrale Plasma soll Licht produzieren (s. 81, p. 1090), eine Ansicht, der BÜTSCHLI auf Grund der Beobachtungen von QUATREFAGES, ALLMAN u. a. entgegentritt, die es wahrscheinlicher machen, daß die Lichtentwicklung vornehmlich von den zahlreichen kleinen Körnchen im Wandplasma ausgeht.

Beim allmählichen Erlöschen der *Noctiluca* soll nach ALLMAN (s. 81, p. 1090) zuletzt noch ein peripherer leuchtender Ring sichtbar sein, wie es wohl der Fig. 12 entspricht.

Außer *Noctiluca miliaris* wurden von GIGLIOLI noch 2 andere am Meerleuchten beteiligte Arten, *N. pacifica* und *N. homogenea*, aufgestellt (s. 305, p. 32), welche indessen, wie BRANDT an KRUKENBERG mitteilt (318, p. 126), so ungenügend untersucht und beschrieben wurden, daß man sie am besten ganz unberücksichtigt läßt. Auch die von KRUKENBERG im Hafen von Massaua gesammelten Noctiluken

konnten Bütschli und Brandt als *miliaris* identifizieren. Krukenberg schenkt in seinem Berichte über das Leuchten des Roten Meeres (318) den Noctiluken besondere Beachtung. Er erwähnt die älteren Angaben über das Meerleuchten jener Gewässer (João de Castro 1541, Salt 1810) und kommt zu dem bereits von Ehrenberg vermutungsweise geäußerten Schlusse, daß auch im Roten Meere und bei Alexandrien das herrliche Schauspiel des silberglänzenden „mer du lait“ ebenso wie bei Helgoland den Noctiluken zu verdanken sei (p. 121), wie er auch die blutrote Färbung des Wassers am Tage in Bestätigung der Saltschen Beschreibung auf diese Organismen zurückführt. Schon Suriray (s. 173, p. 480) hatte beobachtet, daß *Noctiluca* die Oberfläche zur Brutzeit ganz bedecken und rot färben kann. Nach Spix und Martius (560, 1. Teil, p. 31) verrät sie sich durch große gelbbraune Streifen auf der Meeresfläche.

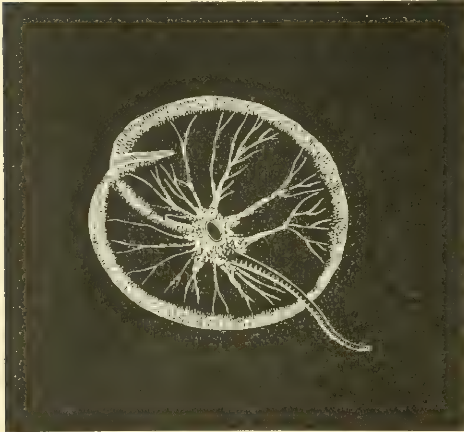


Fig. 12. *Noctiluca miliaris.* (Nach Verworn.)

Eine ziemlich absurd erscheinende Beobachtung, die sich auf die im noctilukenhaltigen Wasser schwimmenden Fische bezieht, gibt Krukenberg (318) auf seiner bildlichen Darstellung des Meerleuchtens im Hafen von Massaua wieder. Er will an ihrer Körpermitte 1—2 dunkle Querbänder gesehen haben, welche er damit erklärt, daß die berührten Noctiluken jede Bewegung der Fische mit einem so momentanen Aufleuchten beantworteten, daß diese selbst zu leuchten schienen, daß aber entsprechend der in relativer Ruhe verharrenden Körpermitte der Fische kein Leuchten auftrat.

Auf die Krukenberg'schen Versuche mit verschiedenartigen chemischen Reizen und Giften, wie über den Temperatureinfluß auf die Lichtproduktion der Noctiluken werden wir an anderer Stelle zurückkommen. Auch Massart (391) hat ihre Beeinflussung durch chemische Agentien eingehend studiert (s. Verworn, 616, p. 396), ebenso Henneguy (s. 305, p. 145); beide beschäftigten sich auch mit der Wirkung des Sonnenlichtes auf die Erzeugung von Lichtenergie durch diese Organismen.

Von Cystoflagellaten wird noch das quallenähnliche Tierchen *Leptodiscus* als wahrscheinlich leuchtend angegeben (81, p. 1088), von anderen lichtproduzierenden Infusorien nennt Quatrefages noch *Synchaeta baltica*, die indessen zu den Rotatorien gehört und auch nicht leuchtet, und della Valle *Cryptomonas Lima* als von Ehrenberg bei Sorrent gefunden.

Bütschli erwähnt unter den leuchtenden Protozoën ferner auch noch *Blepharocysta* nach Ehrenberg (s. 81, p. 1021). *Blepharocysta splendor maris* soll im Golf von Neapel Meerleuchten erzeugen können (569, p. 294).

II. Pflanzen.

Den lichtproduzierenden Bakterien haben wir ein eigenes Kapitel gewidmet, ebenso auch bereits die Peridineen bei den Dinoflagellaten, die Pyrocysteen bei den Cystoflagellaten besprochen. Leuchtende Diatomeen sind nicht mit Sicherheit nachgewiesen, und MOLISCH stellt die Angabe von EHRENBERG, der bei Sorrent eine leuchtende Diatomee, *Discoplea sorrentina*, im Meere gefunden haben will, in Zweifel (410, p. 12), wie er auch eine Behauptung betreffend die Lumineszenz von Oscillatorien zurückweist. Auch keine einzige andere Alge ist bisher aufgefunden, die selbständig Licht zu erzeugen vermag. Wenn Algen zu leuchten scheinen, so handelt es sich entweder um ein Lichtreflexphänomen, wie bei zahlreichen Florideen und bei *Chromophyton Rosanoffii* oder um eine Lichtentwicklung von Tieren, die auf den Algen leben (410, p. 12). Nach BREWSTER (74) sollen *Chara vulgaris* und *hispida*, besonders wenn er sie auf ein warmes Eisen legte, Phosphorescenz gezeigt haben. Bei einem von FREYESLEBEN in einer Berggrube leuchtend beobachteten *Lichen filamentosus* (s. 173, p. 448) scheint es sich nach MOLISCH (410, p. 27) um eine *Rhizomorpha* gehandelt zu haben.

Es werden demnach hier nur noch die lichtproduzierenden **Hyphomyceten** (Fadenpilze, Hutpilze) zu besprechen sein, die schon lange mit der Frage nach der Ursache des leuchtenden Holzes eng verknüpft sind. Wir werden uns dabei in weitem Maße auf die ausgezeichnete Zusammenfassung von MOLISCH (410) stützen können, wie auch auf einige bei EHRENBERG (173, p. 443—454, 477, 492) zu findende ältere Angaben.

Fassen wir die von MOLISCH aufgezählten mit den von HENNINGS (267. 268) genannten leuchtenden Hyphomyceten zusammen, so ergibt sich folgende Uebersicht:

Agaricus melleus VAHL (*Armillaria mellea,* der Hallimasch) 1796 FREYESLEBEN, Europa; *Agaricus (Pleurotus) olearius* D. CH., Südeuropa *(Polymyces phosphorus* 1755 BATTARA, *Crepidotus olearius)*; *A. (Pl.) Gardneri* BERK., Brasilien; *A. igneus* RUMPH, Amboina; *A. (Pl.) noctilucens* LÉV., Manila; *A. (Pl.) phosphoreus* BERK., Australien; *A. (Pl.) Prometheus* BERK. et C. N., Hongkong; *A. (Pl.) lampas* BERK., Australien; *A. (Pl.) illuminans* BERK., Australien; *Pl. candescens* Viktoria, N. S. Wales; *Pl. nidiformis; Panus incandescens,* Australien; *Collybia cirrhatus* PERS.; *Mycelium X.*, Böhmen; *Mycena illuminans* HENNINGS, VOLKENS., Java; *Omphalia Martensii,* MARTENS, 1863, Borneo; *Locellina illuminans,* SARASIN, 1894, Celebes; *Marasmius,* KÄRNBACH, Neu-Guinea; *Clitocybe illudens,* Nordamerika; *Polyporus noctilucens,* Angola.

In HOFFMANNS Mykologischen Berichten finden sich noch erwähnt ein *Polyporus lucidus* FR. (275, 1870, 84) wie *Polyporus annosus* FR. und ein leuchtendes *Corticium* (1872, 48). Endlich erzählt BÖLSCHE (53) noch von einem leuchtenden Pilz des brasilianischen Urwaldes, *Dictyophora phalloidea,* der zugleich einen pestilenzialischen Geruch ausströmt und von den Brasilianern die „Dame mit dem weißen Schleier" genannt wird.

Noch der Bestätigung bedürftig ist das Leuchten der einheimischen *Agaricus (Collybia, Collybium) tuberosus* BULL., *Polyporus citrinus (caudicinus)* (SCHAEFF.) SCHRÖT., *Heterobasidium annosum, Agaricus (Collybia) longipes* SCOP., *Corticium coeruleum* (SCHRAD.) FR. (*Auricularia phosphorea* SCHRÖD.).

Dagegen vermögen *Xylaria Hypoxylon* Pers. und *Xylaria Cookei,* wie nach einer neueren Mitteilung von Molisch (413) auch *Trametes pini* Fr., *Polyporus sulfureus* und *Collybia cirrhata* Pers. nicht selbständig Licht zu produzieren.

Lendenfeld (340) erwähnt noch einen leuchtenden Pilz *Ileodiction cerebrum.*

Schon Aristoteles spricht von einem starken Leuchten des faulenden Holzes (s. 477) und von leuchtenden Schwämmen (De animal. L. II, c. 7) (s. 475 p. 294) und Plinius (Hist. nat. XVI 8, 13, s. 268) von einem im Dunkeln leuchtenden Eichenschwamm. Physiologische Versuche mit leuchtendem Holze scheint aber erst Robert Boyle (64, s. 173, p. 419) und der geniale Spallanzani angestellt zu haben, der Stückchen faulenden Kastanienholzes im Eudiometer verschiedenen Gasen aussetzte, um besonders den Einfluß des Sauerstoffes zu studieren. In demselben Jahre suchte Alexander v. Humboldt (s. 173, p. 447) die Frage, ob das Phosphoreszieren faulenden Holzes ein schwaches Verbrennen sei, durch Experimente mit leuchtendem Kiefernholze zu lösen, und 3 Jahre später ließ er eine weitere Veröffentlichung erfolgen, in der er bereits jenen inzwischen von Freyesleben als Ursache des Leuchtens in Bergwerksgruben aufgefundenen *Lichen filamentosus* theoretisch verwertet. Weiter stellten in jener Zeit Carradori, Gärtrer (210) und Böckmann (52) Beobachtungen über das Leuchten des Holzes an, wobei Gärtner bereits auf den pilzähnlichen Geruch desselben hinwies (s. 476, p. 257), den später wieder Placidus Heinrich (263) betont. Dieser Forscher, dem wir eine vielseitige Förderung der Lehre von der Lichtproduktion der Organismen verdanken, hebt hervor, daß alle hochstämmigen Holzarten leuchten können, von welchen er nach eigener Beobachtung unter anderen Birke, Erle, Tanne und Nußbaum aufzählt; er gibt auch das Mittel an, sich leuchtendes Holz zu verschaffen; man braucht nur die absterbenden Wurzeln eines Baumstrunkes oder bis zur beginnenden Verwesung im Boden vergrabenes Holz im Keller mäßig feucht zu halten, so wird es bald unter der Rinde zu leuchten beginnen.

Die saprophytische Natur des Leuchtsubstrates wurde noch klarer erkannt, als der Bergrat Derschau (121) in den Steinkohlengruben von Bochum an leuchtenden Stellen des faulenden Holzwerks Pflanzen abzuwischen vermochte, die beim Reiben zwischen den Fingern noch lumineszierten und sich als *Rhizomorpha* herausstellten, die nun von Bischof (50), Noeggerath (438) und Nees von Esenbeck (434) und besonders später von Schmitz (533) genauer untersucht wurde. Dieser schrieb jedoch die Lichtproduktion des Holzes noch einer anderen Erscheinung zu, und auch Th. Hartig (256) kam zu der später noch von de Bary (27) vertretenen Auffassung, daß das faule Holz selbst und nicht die Pilzmycelien leuchteten, während bereits Heller (264) durch die mikroskopische Untersuchung mit Sicherheit erkannt hatte, daß allein der Pilz, den er *Rhizomorpha noctiluca* nannte, es war, der im faulenden Holze leuchtete. Später gelang R. Hartig (254, 255) der Nachweis, daß jene bisher für eine besondere Pilzart gehaltene *Rhizomorpha fragilis* Roth, bei Hoffmann *Rh. subterranea* genannt (274, p. 198), nichts anderes sei als der Mycelkörper des Hallimasch, *Agaricus melleus, Armillaria mellea* (s. Fig. 13). Merkwürdigerweise leuchten die als gestielte Hüte aus den schwarzen Mycelfäden hervorkommenden Fruchtkörper

dieses Pilzes (Fig. 14) gar nicht, doch gibt es andere Hymenomyceten, deren Hut leuchtet, so *Agaricus olearius* (s. Fig. 15), *A. Gardneri, igneus, Panus incandescens.* Wie HOFFMANN (275, 1870, p. 73) berichtet, fand COLLINGWOOD auf Borneo einen Pilz, wahrscheinlich *Agaricus*, von dem die jüngsten Exemplare am stärksten leuchteten, aber auch das Myzel zu leuchten schien. TULASNE fand nicht nur das Hymenium, sondern auch die ganze Substanz des Pilzes leuchtend,



Fig. 13.

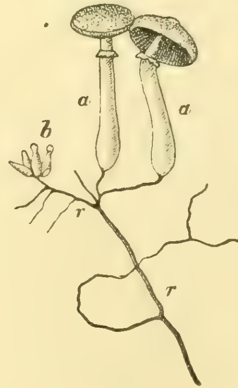


Fig. 14.

Fig. 13. *Agaricus melleus* VAHL. Fruchtkörper aus dem Walde (nach MOLISCH).
Fig. 14. *Armillaria mellea.* Stück eines Rhizomorphastranges mit reifen (*a*) und jungen (*b*) Fruchtkörpern (nach STRASBURGER).



Fig. 15. *Agaricus olearius* (nach MOLISCH).

eine eingehende Arbeit von Ludwig (361) bringt unter anderem auch eine spektroskopische Untersuchung.

Die leuchtende *Rhizomorpha* aus den Sporen des Hallimasch zu ziehen, ist erst Brefeld (72) gelungen, der auf Objektträgern aus den Sporen ein kleines Mycel und auf diesem die Sklerotien erhielt, die in Kristallisierschalen mit Pflaumendekokt als üppige Rhizomorphen weiterwuchsen. Kutscher (320) fand bei dem Versuche, leuchtendes Pilzmycel von einem Tannenstumpfe rein zu kultivieren, als geeigneten Nährboden das Filtrat eines Dekoktes von 150 g Buchenrinde in 500 g Wasser, das noch mit 2 Proz. Agar-Agar oder 12 Proz. Gelatine versetzt und dessen stark saure Reaktion durch Soda abgeschwächt wurde. Von diesen Kulturen gelang auch leicht die Uebertragung auf Holz oder Rinde.

Ausgezeichnete Ergebnisse erhielt Molisch bei der Züchtung der leuchtenden Holzpilze in Reinkulturen. Er beschaffte sich das Material am besten von Baumstümpfen, deren Rinde dem Holzkörper nur locker aufsaß und bei denen sich dazwischen womöglich bereits die dunkeln, verzweigten Rhizomorphenstränge des *Agaricus melleus* erkennen ließen; ziemlich regelmäßig beginnt dann in der ersten oder zweiten Nacht die Lichterscheinung, die gewöhnlich nach 4 bis 5 Tagen wieder zu Ende geht. Die Reinkulturen gewann Molisch, indem er die eben abstäubenden Sporen in Pflaumendekokt-Agar impfte und in Petrischalen ausgoß, die entstehenden Mycelien aber in Erlenmeyerkolben auf Pflaumendekokt oder Brotbrei verpflanzte. Das Leuchten beginnt erst mit der Rhizomorphenbildung auf dem jungen weißen Mycel im Kontakt mit der Luft, die Brotreinkulturen leuchten dann aber monatelang. Molisch konnte den übrigens bekanntlich eßbaren *Agaricus melleus* auf Brot sogar bis zum vollkommen entwickelten Fruchtkörper züchten.

In einer Molisch anscheinend entgangenen Abhandlung berichtet Krukenberg (318) über seine Versuche mit *Agaricus olearius*. Er fand die „champignons jaunes“ in Südfrankreich fast regelmäßig am Fuße der Oelbäume, selten auch höher am Stamme hinauf und untersuchte den Einfluß von chemischen Substanzen und Giften wie den der Temperatur auf die Lumineszenz.

Interessante Kulturversuche hat Molisch noch mit einem anderen von ihm entdeckten und als *Mycelium x* benannten Pilze des leuchtfaulen Holzes angestellt, doch gelang es ihm nicht, Fruchtkörper zu erhalten. Er züchtete das *Mycelium x* auf Brot und in der von ihm angegebenen Nährlösung (p. 39) mit 10-Proz. Gelatine und erhielt von seinen Kulturen eine 1—$1\frac{1}{2}$ Jahre lang andauernde Lichtentwicklung.

Stets geht die Lichtproduktion von dem Pilzmycel selbst aus, und es wird niemals eine leuchtende Substanz nach außen abgegeben. Doch soll nach Volkens bei der javanischen *Mycena illuminans* das Leuchten von einem klaren Schleim ausgehen, der die frischen Hüte auf der Oberseite bedeckt (268).

Bakterien sind nach Molisch niemals am Leuchten des Holzes beteiligt. Ebenso scheint das von verwesenden Blättern ausgehende Licht allein auf Leuchtpilze zurückzuführen zu sein, deren Isolierung Molisch allerdings nicht gelang. Nachdem Tulasne leuchtende vermodernde Eichenblätter gesehen hatte, entdeckte erst Molisch wieder in Buitenzorg die Lichtentwicklung an verwesenden Bambus-

blättern; seine dann in der Heimat fortgesetzten Versuche führten zu dem höchst überraschenden allgemeinen Ergebnis, daß in einem Eichen- oder Buchenwalde ein nicht geringer Bruchteil des abgefallenen Laubes sich im Zustande des Leuchtens befindet und der Waldboden allenthalben von dem Lichte verwesenden Laubes bestrahlt wird (p. 51). Die unter den obersten trockenen Blättern liegenden, deren weitere Zersetzung sich durch gelbliche oder gelblichweiße Flecken erkennen läßt, erweisen sich stets mit Sicherheit als leuchtend (s. Fig. 16).



Fig. 16. Verwesendes Blatt der Buche (*Fagus silvatica*). Hauptsächlich die hellen, in Wirklichkeit weißlich-gelben Stellen leuchten. (Nach MOLISCH.)

Ob das Leuchten des Milchsaftes auf einer selbstständigen Lichtproduktion beruht, erscheint fraglich. Es wurde bisher nur zweimal in Brasilien, von MORNAY (418) an einer Apocynee oder Asclepiadee und dann von MARTIUS (560, p. 726, 746) bei einer *Euphorbia phosphorea* beobachtet. Wenn deren Aeste erschüttert wurden, entströmte den Wunden eine weiße Milch, die im Moment des Ausfließens leuchtete. Die Erscheinung dauerte jedesmal nur wenige Sekunden, war stärker als beim faulenden Holz, aber schwächer als beim Blitzen der Blüten des Diptam. Da die Beobachtung an einem gewitterschwülen Märzabend um 7 Uhr angestellt wurde, nach einer Stunde sich aber nicht mehr wiederholen ließ, so könnte sie wohl wie das Blitzen der Blüten, auf das wir im letzten Kapitel eingehen werden, eine subjektive Erklärung finden, oder aber auf elektrische Vorgänge zu beziehen sein. MOLISCH (410, p. 153) denkt ferner hier auch an die Möglichkeit einer Kristallolumineszenz.

Das Leuchten von Baldrian- und Tormentill-Wurzeln (KORTUM, 315, s. 586) beruhte wohl auf Pilzmycelien oder bakterieller Infektion.

III. Cölenteraten.

1. Spongien.

Bei den Schwämmen soll das Leuchten nur an einer jungen *Reniera* von NOLL (439) beobachtet worden sein (305, p. 36; DITTRICH, 126). PAGENSTECHER spricht von leuchtenden Schwammembryonen (447, Bd. 4, 14), PÉRON (468) von leuchtenden Spongien.

2. Cnidarien.

Wohl in keiner Klasse der leuchtenden Organismen besteht zwischen der erdrückenden Fülle von Einzelangaben und dem sich

daraus ergebenden Maße von brauchbaren Kenntnissen ein solches Mißverhältnis wie bei den Cnidarien. Schon der Versuch, die selbständig lichtproduzierenden Arten festzustellen, erscheint als aussichtsloses Beginnen, da es wohl auch dem gewiegten Systematiker nicht mehr gelingen würde, die als leuchtend angegebenen Arten mit Sicherheit zu identifizieren, und da besonders die zahlreichen älteren Angaben oft Zweifel entstehen lassen, ob es sich überhaupt um leuchtende Cnidarien handelte und ob die Tiere auch isoliert von anderen Arten desselben Fanges leuchtend beobachtet wurden.

a) Hydrozoen.

Als leuchtend werden genannt: *Pelagia noctiluca*; *Pelagia phosphorea* Eschh., (*Aurelia phosphorea* Pér., *Medusa phosphorea* Spallanzani 1793, *M. phosphorica, M. pelagia* Löffling 1758, *M. cyanella* Eschh., *M. pelagica, M. pellucens* Oken 1815, *Chrysaora, M. cyanea* Swartz 1789); *Pelagia panopyra* Eschh. (*Medusa panopyra* Péron 1807); *Cuvieria* Péron 1807 (*Berenice rosea* Eschh.); *Aequorea* Forskal 1762; *Medusa marina* Slabber 1771 (*Slabberia*); *Medusa aurita* Baster; *Aurelia aurita*; *Medusa hysoscelli* Vandelli; *Medusa aequorea* Löffling; *M. Patina* Modeer 1792; *M. noctiluca* Modeer 1792; *M. saccata* s. *marsupiformis* Tilesius 1814; *M. simplex* Mitchill 1802 (vielleicht *Beroë ovata*); *M. cruciata (alfureca)* und *M. capillata* Tilesius 1802, in totem Zustand leuchtend; *M. lucida* Macartney 1810 = *M. hemisphaerica (Oceania hem., Thaumantias hem.)*; *M. scintillans* Oken *(Oceania microscopica, O. tetranema, Thaumantias micr.)*; *Oceania (Thaumantias) scintillans, lenticulata*; *O. Blumenbachii*; *O. pileata*; *Tiara pileata*; *Thaumantias lucida, Mediterranea*; *Chrysaora ocellata*; *Cyanea arctica*; *Dianaea appendiculata*; *Cunnina moneta (C. albescens)*; *Lyriope*; *Mesonema coelum pensile; Turris.*

Rhizostoma und *Geryonia* will Giglioli in Batavia und Chile leuchtend gesehen haben. Nach Panceri leuchten *Rhizostoma Cuvieri, Geryonia proboscidalis, G. exigua*, wie auch *Lizzia Köllikeri* niemals. Das Leuchten des Wassers, in das Darwin (114, p. 99) eine tote *Dianaea* brachte, beruhte wohl auf bakterieller Infektion.

Leuchtende Campanularien (Polypen) sind nach Landsborough (328) und Panceri (460): *Campanularia flexuosa, C. dichotoma* (*Obelia dichotoma* Allman, 7), *C. gelatinosa* (*Laomedea* Hassal, 257), *C. (Laomedea) geniculata, Sertularia abietina, S. polyzonias, S. pumila, Plumularia cristata, Cellularia reptans, Flustra membranacea*[1]), *F. pilosa*[1]), *Membranipora stellata*[1]), *Valkeria cuscuta*; nach Molisch auch *Clytia Johnstoni.* (Darwin (114, p. 18) erwähnt eine leuchtende Koralle der Gattung *Clytia.*)

Ferner finden sich noch *Aglaophenia pluma* und *Obelia sphaerulina* Péron erwähnt.

Auch Siphonophoren soll es geben, die Licht zu produzieren vermögen. Giglioli glaubte, daß alle Arten von *Praya, Diphyes, Abyla* und *Eudoxia* mehr oder weniger leuchtfähig seien (s. 305, p. 43). Tilesius nennt auch Physalien unter den leuchtenden Tieren (593, p. 155). Das eine Mal fanden sie sich mit vielen anderen Leuchttierchen im Meer, bei St. Helena schienen sie selbst die im Kielwasser auftauchenden Feuerkugeln zu sein. Die eingefangenen Seeblasen leuchteten aber nicht. Ehrenberg meint, daß Tilesius' angebliche Physalien auch Medusen gewesen sein können (173, p. 472), und v. Olfers und andere konnten das Leuchten der Physalien nicht bestätigen. Bei *Abyla pentagona* und *Praya cymbiformis* will indessen auch Panceri (456) eine vom Epithel ausgehende Lichtproduktion gesehen haben, wie er auch das Leuchten einer Siphonophore *Hippopodius* bei elektrischer Reizung erwähnt (448, p. 29).

1) Bryozoen.

Vom Leuchten der Medusen scheint zuerst Plinius zu berichten (s. 173, p. 414), der wußte, daß, wenn man Medusen (*Pulmo marinus*) an Holz reibe, das letztere so stark zu leuchten vermöge, daß es eine kleine Fackel überstrahlte. Umständlicher wird dann das Leuchten der Medusen im Kiranides, einem mystischen Buche des früheren Mittelalters, beschrieben, wie aus den Schriften von Gesner (216 u. 217) hervorgeht, in denen dieser die älteren Angaben über leuchtende Seefedern und Medusen zusammenstellt. 1640 erwähnt Athanasius Kircher (308) das Leuchten auch der Medusen (s. 173, p. 417), ebenso auch Löffling (1758), Slabber (1771), Olof Swartz (s. 173), Dicquemare (457). Nach Modeer (1792) leuchtet am meisten der Rand der Medusen, und auch nach dem Zerstückeln oder Zerreiben geben die einzelnen Teile noch Licht von sich.

Mit der auch von seinen anderen klassischen Werken her rühmlichst bekannten Gründlichkeit machte Spallanzani (555, 558, s. 173, p. 440) die Lichtproduktion der Medusen von Messina, die er *Medusa phosphorea* nennt, zum Gegenstande physiologischer Untersuchungen. Er konnte die einzelnen Tiere dieser in Messina als bromi, in Lipari als candellieri di mare bezeichneten Art schon auf einige 100 Schritte leuchten sehen und beobachten, daß das zuweilen $^1/_4$ bis $^1/_2$ Stunde lang ununterbrochen anhaltende und dann wieder verlöschende Licht bei der Kontraktion weit stärker war als bei der Expansion. Durch mechanischen Reiz, Erwärmung, den chemischen Reiz von Urin oder Milch ließ sich das Leuchten verstärken oder das erloschene wieder entzünden. Die Leuchtfähigkeit hörte erst mit der beginnenden Fäulnis auf, und 22 Stunden lang getrocknete Medusen leuchteten in Brunnenwasser, nicht aber in Seewasser wieder auf. Die Lichtproduktion ging nur vom Rande und den größeren Fühlfäden aus, während die ausgeschnittene Scheibe nicht leuchtete. Als leuchtenden Stoff sieht Spallanzani den abgesonderten Schleim an.

Weitere Beobachtungen und Versuche über leuchtende Medusen finden wir bei Forskal (199) und Tilesius (589). Auch Alexander v. Humboldt widmet seine Aufmerksamkeit dem Meerleuchten und teilt Versuche mit, die er an *Medusa aurita, M. pelagica* und *M. hysoscella* mit mechanischer und elektrischer Reizung wie mit verschiedenen Gasen angestellt hatte (279, 280, 283).

Die einzigen Arbeiten der letzten 40 Jahre über die Lichtproduktion bei Hydrozoen sind die von Panceri (456, 459, 460), dem wir überhaupt wohl die vielseitigste Förderung unserer Kenntnisse von den Leuchtorganen der verschiedenen Tiere verdanken, wenn auch die aus seinen Beobachtungen und Versuchen gezogenen Schlüsse keineswegs immer ganz gerechtfertigt erscheinen. In seiner ersten Arbeit über den Sitz der Lichtproduktion bei den Medusen weist Panceri darauf hin, daß bei manchen Arten nach den Angaben anderer Autoren das Leuchten von den Randkörpern ausgehen soll; er selbst beobachtete bei *Thaumantias mediterranea* bei thermischem oder elektrischem Reiz das guirlandenförmige Aufleuchten der Randkörper, ebenso aber auch eine Lumineszenz im Innern der Scheibe. Nach Forbes sollten bei *Dianaea appendiculata* die Radiärkanäle und bei *Oceania pileata* die Ovarien leuchten. Kiernik (306) sah in Bergen bei einer Meduse mit 3—4 cm Scheibendurchmesser und einer großen Zahl kurzer Randtentakel bei mechanischer Reizung die Tentakel an ihrer Basis in hellen, kreisförmigen Punkten aufleuchten.

Bei *Pelagia noctiluca* (Fig. 17) sah Panceri stets das Leuchten auftreten, sobald dieselbe der Berührung oder Erschütterung oder der Wirkung von Süßwasser, Milch, Luft oder der Erwärmung ausgesetzt wurde. Auf der Hand ließ diese Meduse eine visköse Flüssigkeit zurück, die durch Reiben nochmals zum Aufleuchten gebracht werden konnte. Ebenso teilt sich dieser leuchtende oder leuchtfähige Schleim den Flüssigkeiten mit, die dann auch nach dem Verlöschen durch



Fig. 17. *Pelagia noctiluca* Pér. Lsr. (Nach L. Müller-Mainz aus Steuer.)

Umrühren wieder leuchtend werden. Aus Versuchen, bei denen nach Abreiben des oberflächlichen Epithels kein Leuchten mehr hervorgerufen werden konnte, glaubt Panceri erwiesen zu haben, daß bei *Pelagia noctiluca* das Epithel selbst der Sitz der Lichtproduktion sei, daß indessen nicht eigentlich ein leuchtender Schleim sezerniert wird.

Bei *Cunina moneta* fand Panceri die Lichtproduktion zum Unterschied von dem bei *Pelagia* gesehenen Verhalten allein auf die Tentakeln und auf eine Membran, mit welcher er das Velum zu meinen scheint, beschränkt. Wenn er die Meduse etwas im Süßwasser bewegte, so sah er, wie sich große Lichtfünkchen von den leuchtenden Stellen loslösten, die sich mikroskopisch als von einer dichten homogenen Haut mit zahlreichen Granulationen bedeckt erwiesen. Dieser Ueberzug soll aus dem Epithel bestehen, dessen polyedrische Elemente mit feinen Fetttröpfchen angefüllt sind, auf deren langsame Oxydation die Lichterscheinung zurückgeführt wird. Diese recht wenig befriedigenden Ergebnisse entsprechen der von Panceri und zahlreichen

anderen Forschern vertretenen Hypothese, daß die Lichtproduktion an die langsame Verbrennung fettartiger Substanzen gebunden sei.

Es scheint mir in PANCERIS Versuchsergebnissen noch kein überzeugender Beweis dafür zu liegen, daß die leuchtende Substanz bei den Medusen kein Sekret darstellt, das nach außen abgegeben wird, daß die Lichtproduktion vielmehr ausschließlich im Innern der Epithelzellen, mit anderen Worten also intracellulär erfolgt. Denn wenn sich auch das oberflächliche Epithel bei diesen zarten Tieren vielleicht unschwer abreiben läßt, so erwecken doch die Angaben, daß beim Anfassen der Medusen eine leuchtfähige Materie an den Händen bleibt, daß sich eine solche auch der umgebenden Flüssigkeit mitteilt, und daß sich beim Umrühren in Süßwasser die Lichtfunken ablösen, mehr den Anschein, daß hier auch ein leuchtfähiges Sekret nach außen abgeschieden werden kann. Erst von erneuten und diesmal exakteren Versuchen ist eine Lösung der Frage zu erwarten.

Das Leuchten der Campanularien soll zuerst von HASSAL (257) beobachtet worden sein. ALLMAN (7) beschreibt, wie bei *Obelia dichotoma* die ganze Polypenkolonie durch Berührung wiederholt zum Aufleuchten gebracht werden kann und wie sich hier auch Erschöpfung und Erholung der Leuchtfähigkeit zeigen. Auch PANCERI (460, 461) machte die Lichtproduktion der Polypen zum Gegenstande seiner Studien. Er sah in Amalfi an den Kolonien von *Campanularia flexuosa*, die das Leuchten der von ihnen dicht besetzten Algen *Gelidium corneum* und *Cystoseira ericoides* bedingen, daß auch diese Polypen bei Reizung nacheinander aufleuchten. Bei der mikroskopischen Untersuchung sollen die abwechselnd glühenden und wieder verlöschenden Funken den einzelnen Zellen des Ektoderms entsprechen, und ebenso zeigten sich in dem die einzelnen Hydranthen der Kolonie verbindenden Systeme des Cönosarks allein die ektodermalen Zellen der äußeren Lage als Sitz der Lichtproduktion, während Hydrotheka und Perisark kein Leuchtvermögen aufzuweisen schienen. Fig. 18 gibt die PANCERIsche Abbildung einer durch ihre Polypenkolonien leuchtenden Alge, Fig. 19 einen leuchtenden Campanularienzweig wieder.

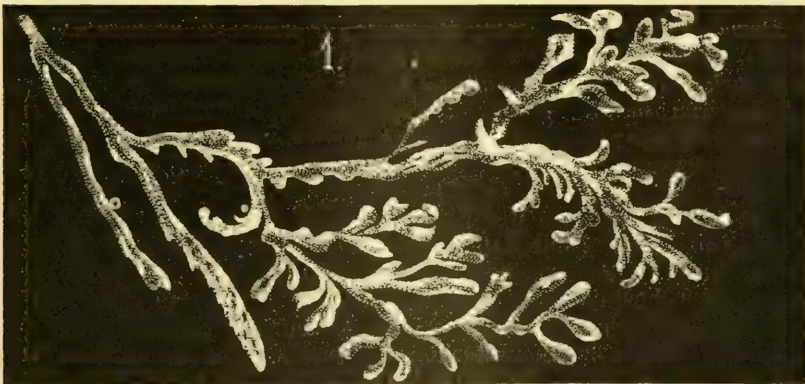


Fig. 18. Mit leuchtenden Campanularien (*C. flexuosa*) besetzte Alge (*Cystoseira ericoides*). (Nach PANCERI.)

Das Leuchten der Algen durch Campanularien hat auch Molisch (410, p. 9) in Helgoland zum Gegenstande der Untersuchung gemacht, der auf verschiedenen Algen die Polypenkolonien von *Clytia Johnstoni* fand, deren zugehörige Qualle ebenfalls leuchtet.



Fig. 19. Leuchtende *Campanularia flexuosa* (nach Panceri).

b) Anthozoën, Korallentiere.

Unter diesen scheinen nur einige Alcyonarien selbständig Licht zu produzieren:

Pennatula phosphorea Ellis; *P. rubra*; *P. grisea*; *P. argentea*; *Pteroides griseum*; *Veretillum cynomorium* (nach Leuckart und Krukenberg leuchtend); *Carernularia pusilla*; *Actinia pusilla* (= *Melicertum pusillum* Eschh.); *Funiculina quadrangularis*; *Renilla*; *Pavonaria*; *Stylobelemnon*; *Umbellularia*; *Alcyonium exos* (nach Leuckart leuchtend); *Virgularia* (nach Moseley [419] leuchtend, nach Grant und Panceri [450] nicht); *Gorgonia* (nach Péron 468); *Isis*; *Mopsea*.

Die Lichtproduktion der Seefedern wird schon bei Gesner (216) erwähnt, und 1672 soll Imperati das Leuchten des Adriatischen Meeres durch Seefedern beobachtet haben (s. 173, p. 420). Diese Pennatuliden bestehen aus Polypenkolonien, Polyparen, die, wie die Federfahne am Schaft, an einem Stiele sitzen, der im Schlamme oder Sande des Meeresbodens steckt (s. Fig. 20). Auch Shaw (547), Boadsch, Ellis (181, s. 448), Grant (232), Tilesius und Blainville erwähnen die leuchtenden Seefedern, und Spallanzani hatte bereits das Aufleuchten der Fahne dieser empfindlichen Tiere bei Erschütterung beschrieben (557, s. 475, p. 283). Er erkannte, als er

die Tiere in Porto Venere beobachtete, daß das Leuchten von den einzelnen Polypen ausgeht und in einem abgesonderten Schleim entsteht (s. 448). Rapp (497) spricht von der lebhaften Phosphoreszenz, die *Veretillum* lebend und tot aufweise, und führt dieselbe wie bei *Pennatula phosphorea* und *grisea* auf einen zähen Schleim zurück, der sich auch den Fingern mitteile (s. 173, p. 508). Delle Chiaje (120) beschreibt das Fortschreiten des Aufleuchtens von der Spitze zur Basis oder umgekehrt, je nachdem die Berührung hier oder dort stattfindet. Darwin (114, p. 123) hebt als besonders merkwürdig bei einem Zoophyten, der mit *Clytia* nahe verwandt sei, hervor, daß die beim Reiben eines Zweiges entstehenden grünen Lichtblitze immer von der Basis nach den Spitzen hin fuhren.

Die einzigen Arbeiten, welche sich damit beschäftigen, den Sitz der Lichtproduktion bei den Seefedern festzustellen, sind die von Panceri (448 und 456), der zu dem Ergebnis kommt, daß bei *Pennatula* ausschließlich die Polypen und Zooiden auf Reize zu leuchten vermögen und daß sie in den den Mund umgebenden Papillen und den von diesen ausgehenden und an der Außenseite des Magens verlaufenden Strängen ihre besonderen Leuchtorgane, Leuchtfäden oder Leuchtschnüre, besitzen. Diese sollen wieder aus fetthaltigen Zellen bestehen und bei mechanischer Schädigung leicht zerreißen, so daß dann die leuchtfähige Substanz auch außerhalb des Körpers zur Lichtproduktion gebracht werden kann. Panceri stellte ausgedehnte Versuche über die Wirkung der verschiedenartigen Reize auf die Lichtproduktion an. Ferner verfolgte er den Weg und die Ausbreitung der von der Reizstelle ausgehenden Leuchtströme. Auch bei Reizung unten am Schaft, wo sich keine Polypen mehr befinden, beobachtete er ein von der Basis zur Spitze der Feder fortschreitendes Aufleuchten. Bei Reizung an der Spitze verliefen die Leuchtströme umgekehrt basalwärts, bei Reizung in der Mitte des polypentragenden Stieles nach beiden Enden hin; bei Applikation des Reizes an beiden Enden zugleich entstanden zwei einander von den Enden nach der Mitte des Schaftes entgegenlaufende Ströme, die meist bei ihrem Zusammentreffen verschwanden, in einem Falle jedoch aneinander vorbei weiterliefen. Die Geschwindigkeit dieser Ströme, die in beiden Richtungen die etwa 10 cm lange Fahne der *Pennatula* in durchschnittlich 2 Sekunden durchliefen, betrug demnach 1 m in 20 Sekunden. Panceri knüpft hieran die Bemerkung, daß die ganze Polypenkolonie entweder durch ein soziales Nervensystem oder durch andere reizleitende Elemente verbunden sein müsse. Krukenberg (318, p. 104), der in Marseille an den Fiederblättchen einer *Pteroides gri-*

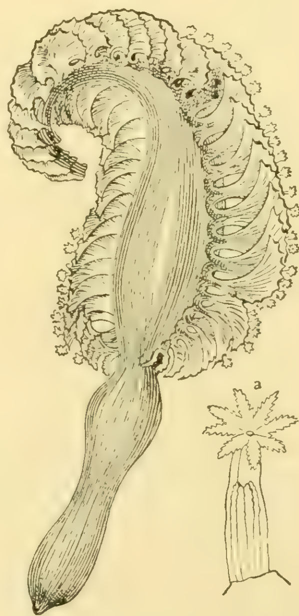


Fig. 20. *Pteroides spinosa.* Polyparium. *a* Ausgestreckter Polyp. (Nach Brehm.)

seum zahlreiche Versuche über die Beeinflussung des Leuchtvermögens durch Erwärmung und die verschiedensten Gifte ausführte, kommt mit Rücksicht auf die Langsamkeit dieser Reizübertragung und die merkwürdigen hydropischen Schwellungen, die man bei Pennatuliden beobachtet, im Gegensatze zu Panceris Anschauung zu der Vorstellung, daß der photogene Reiz hier nicht durch Nervenstränge, sondern nach einer etwas unvermittelten Analogie mit der *Mimosa pudica* durch Turgeszenzerscheinungen fortgeleitet wird.

Die gleichen auf- und absteigenden, kon- und divergenten Lichtströme beobachtete Panceri (456, p. 41) auch bei der von ihm als leuchtend entdeckten Pennatulide *Cavernularia pusilla*. Jene Leuchtstränge konnte er bei dieser Art indessen nicht auffinden, nur die Mundpapillen waren auch hier vorhanden.

Nach Pagenstecher (447 IV, p. 14) hat übrigens bereits Ricchiardi (508) angegeben, daß das Licht der Seefedern an der Oberfläche des Magens in Leuchtsträngen erzeugt wird, die bis zur Mundscheibe aufsteigen und an dieser und den Tentakelwurzeln die Wand warzig vordrängen.

Von anderen Pennatuliden hat Wyville Thomson *Funiculina quadrangularis* in großer Menge gedredgt (s. 305). Nach Agassiz leuchtet auch *Renilla*, ferner verschiedene andere Gorgonien. Mit poetischer Begeisterung schildert de Folin (305, p. 40) einen nächtlichen Dredgezug prächtig leuchtender Gorgoniden. Bei ihrem Lichte, das bei *Isis* und *Mopsea* von einer dünnen Rindenschicht ausgehen soll, konnte er auf 6 m Entfernung den feinsten Druck wie am helllichten Tage lesen.

Agassiz spricht noch von leuchtenden Antipatharien (s. 447, p. 14), und Monaco (415) beschreibt das ruhige Leuchten der an die Oberfläche gebrachten Korallenpolypen.

c) Ctenophoren, Rippenquallen.

Von diesen gallertartigen Tieren, die auf ihrem Körper 8 Reihen feiner Flimmerplatten tragen, mittels deren die Fortbewegung erfolgt, erwähnt bereits Tilesius als leuchtfähig:

Beroë Espenbergii, japonica, micans, campanula, fulgens (Macartney) u. a. Ferner leuchten *Beroë ovata* Eschholtz (*B. albens* Forskål, *capensis, macrostoma, punctata*), *Beroë Forskåli* Chun (*B. rufescens* Forskål, Panceri), *B. cucumis, Cestus Veneris* Les., *Pleurobrachia* (*Cydippe*) *pileus, Mnemia norvegica, Mnemiopsis Leidyi, Lesueuria, Callianira bialata* D. Ch. (*Eschholtzia cordata* Köll.), *Bolina hibernica* Patters., *Eucharis multicornis* Eschh. (*Alcynoë papillosa* D. Ch.).

Daß die Rippen der Beroën oder Melonenquallen (s. Fig. 21) ein spezieller Sitz der Lichtentwicklung sind, hatte schon Dicquemare nachgewiesen und Hulme genauer beschrieben (s. 173, p. 456). Tilesius (591, 593), Bosc (60) und Delle Chiaje erwähnen die Lichtproduktion von *Beroë*, Allman (6) sah *Beroë*-Embryonen schon im Ei leuchten.

Auch hier verdanken wir Panceri (456, 457) die erste eingehendere Untersuchung. Er beobachtete das Leuchten verschiedener Ctenophoren unter dem Einfluß der üblichen Reizarten und gibt

wichtige Aufschlüsse über die Lokalisation der den Leuchtstoff produzierenden Gewebselemente, die sich bei verschiedenen Arten der Rippenquallen nicht in gleicher Weise verteilen. Das Körperparenchym leuchtet überhaupt nicht, vielmehr umgibt die Leuchtsubstanz scheidenartig die 8 Rippengefäße. Während die Lumineszenz aber bei *Beroë albens* (*ovata*), *Alcinoë* und *Cydippe* an den Verlauf der Rippen gebunden ist, verbreitet sich das Leuchtphänomen bei *Beroë rufescens* (*Forskali*) auch auf die bei dieser Art vorhandenen sekundären Verzweigungen des Gefäßnetzes, und bei *Cestus* leuchten außer den Kanälen der beiden oberen Rippen auch der untere Randkanal, der bei anderen Arten nicht leuchten soll, und ebenso die Rippengefäße der kleineren Ambulacren. Bei *Beroë rufescens* und *Cestus* soll die Leuchtsubstanz also auch solche Gefäße umgeben, denen keine Flimmerplättchen entsprechen. Die gelbliche Leuchtsubstanz, die in Alkohol und Aether teilweise löslich sein soll, soll in kleinen Bläschen enthalten sein, aus denen sie sich beim unverletzten Tiere niemals, wohl aber aus Wunden der umgebenden Flüssigkeit mitteilt. Wird eine Beroë auf Papier zerquetscht, so kann die leuchtfähige Materie durch Süßwasser wieder zum Leuchten gebracht werden. In ähnlicher Weise wie bei den Pennatuliden ließ sich auch hier das Ausgehen der Leuchtströme von der Reizstelle entlang den Rippen nach einer oder nach beiden Seiten beobachten.

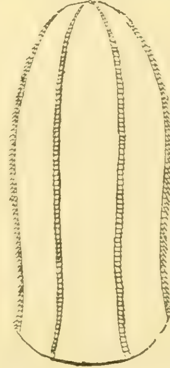


Fig. 21. *Beroë ovata* (nach CLAUS).

Eine interessante Studie über die Lumineszenz einer anderen Rippenqualle, *Mnemiopsis Leidyi*, hat vor einigen Jahren AMOS W. PETERS (470) nach seinen in Woods Hole ausgeführten Untersuchungen veröffentlicht. Die merkwürdigen Ergebnisse, besonders den Einfluß des Lichtes auf die Lichtproduktion betreffend, werden wir noch an anderer Stelle zu würdigen haben. Nach PETERS beginnt die Fähigkeit der Lichtproduktion bei *Mnemiopsis* in demjenigen Entwicklungsstadium, in welchem die 4 Reihen der Ruderplättchen auftreten. Auch bei ausgewachsenen Exemplaren konnte die Lumineszenz niemals unabhängig von der Ruderplättchenbewegung beobachtet werden. Als die kleinsten leuchtfähigen Stücke dieser Tiere erwiesen sich solche, die noch mindestens aus 4 zusammenhängenden Ruderplättchen bestanden, während die Bewegungsfähigkeit selbst an einzelnen isolierten Ruderplättchen noch lange fortbestand. Nach PETERS zeigt sich das Leuchtvermögen also in oder nahe an den Ruderplättchen lokalisiert, von deren möglicher Leuchtfähigkeit PANCERI gar nichts erwähnt, während wie dieser auch ALLMAN und CHUN die Lichtproduktion bei *Beroë* in die Zellen der Gastrovaskulargefäße verlegen. Auch hier dürften erst erneute exakte Beobachtungen Klarheit schaffen.

Ueberhaupt liegen unsere Kenntnisse vom Leuchten der Ctenophoren heute noch recht im argen, was um so mehr auffallen muß, als doch einige Arten schon öfter lebend beobachtet werden konnten. Auch CHUN (95, p. 27) erwähnt in seiner Monographie nur im allgemeinen das Vermögen, Licht auszustrahlen, und ferner den Umstand, daß im Gegensatze zu *Beroë ovata* bei *B. Forskali* nicht nur die

Meridionalgefäße, sondern auch die Magengefäßschenkel und das peripherische Netzwerk der Gefäße leuchtet. Sonst finden sich hier keine Beobachtungen über die Lichtproduktion erwähnt, während das prächtige Farbenspiel bei *Cestus Veneris*, das auf äußere Reize hin erfolgende Erglänzen in blaugrüner bis ultramarinblauer Farbe, sowie die Fluoreszenzzellen ausführlich beschrieben werden. Gerade diese Farbenerscheinungen verlangen aber eine Untersuchung ihrer Beziehungen zu der eigentlichen Lichtproduktion und zunächst die einwandfreie Feststellung, daß letztere selbständig besteht und nicht nur auf einer Verwechslung mit jenen beruht.

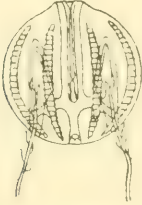


Fig. 22. *Pleurobrachia pileus.* 1/1. (Nach VANHÖFFEN.)

An neueren Beobachtungen sei noch erwähnt, daß APSTEIN (10, p. 124) *Pleurobrachia pileus* (Fig. 22) als Ursache schönen Meeresleuchtens zwischen Memel und Gotland mehrere Tage nacheinander beobachten konnte; am stärksten war das Leuchten in den ersten Oktobertagen bei Gotland bis zur Gotlandtiefe. Und noch kürzlich, im Oktober 1909, fand R. STREIFF (briefliche Mitteilung) das grüne Licht von *Pleurobrachia* als Ursache eines schönen Meerleuchtens zwischen Stettin und Riga.

Das Leuchten von *Bolina* auf Reizung hin wurde kürzlich von KIERNIK festgestellt (306).

Auch Schwärme von *Beroë cucumis* wurden leuchtend beobachtet (STEUER, 569, p. 296).

IV. Würmer.

Mit Sicherheit ist eine selbständige Lichtproduktion von Würmern nur bei einer Anzahl von chätopoden Anneliden nachgewiesen. Die Angaben von VIVIANI (305, 173) über eine leuchtende *Planaria retusa* (*Typhlophana retusa*) und noch mehr die von GIGLIOLI über leuchtende Sagitten, von denen allerdings auch MAC INTOSH und JOUBIN (s. 569, p. 297) berichten, erscheinen höchst zweifelhaft, und auch bei dem unter den leuchtenden Organismen mehrfach mitgenannten Rotator *Synchaeta baltica* konnte EHRENBERG keine Lumineszenz beobachten (173, p. 538). G. DE KERVILLE hält hier eine bakterielle Leuchtinfektion für möglich, und ich möchte darauf hinweisen, daß *Synchaeta* sich von dem leuchtenden *Ceratium tripos* (647) nährt, daß also auch dieses zu einem sekundären Leuchten Anlaß geben könnte.

1. Chätopoden.

a) Polychäten.

Die polychäten Anneliden, deren Leuchtvermögen bisher nachgewiesen wurde, sind folgende:

Chaetopterus variopedatus CLAPARÈDE (PANCERI, Neapel 1875, *Ch. pergamentaceus* [WILL 1844], *Ch. pergamentus* KOWAL., *Tricoelia variopedata* RENIER); *Ch. insignis* BAIRD (RAY-LANCASTER, England 1867); *Ch. brevis* (LESPÈS, Marseille); *Polycirrhus aurantiacus* (GRUBE, EHLERS, Adria; PANCERI, Neapel); *P.*

Medusa (PANCERI, Neapel); *Heterocirrus saxicola* GR. (MOLISCH, Triest); *Nereis cirrigera* VIVIANI (Mittelmeer, Ostsee; *N. phosphorans* ADLER 1749; *N. phosphorica*, *Syllis cirrigera* AUD., *S. noctiluca*, *S. fulgurans*, *Odontosyllis* CLAPARÈDE, *N. noctiluca* LINNÉ); *N. caerulea*; *N. pelagica*; *N. viridis* (FORSKÅL, Kattegatt 1762); *N. radiata* VIVIANI (*Lycoris* BLAINVILLE 1828); *N. cirrifera*, *N. mucronata* VIVIANI (*Nereisyllis*, BLAINVILLE); *Polynoë fulgurans* (Ostsee, EHRENBERG); *Polynoë lunulata* D. CH.; *P. areolata* GR.; *P. turcica* PANC.; *P. torquata* CLPRD.; *P. astericola* D. CH. (*Acholoë astericola* GR. PANCERI, Neapel 1875); *Acholoë astericola* GR. (*Polynoë astericola* D. CH., *P. malleata* GR. PANCERI, Neapel); *Photocharis cirrigera* (EHRENBERG); *Enchytraeus albidus* (OWSIANNIKOW [446]); *Tomopteris*.

Bei G. DE KERVILLE sind auch noch *Pionosyllis* und *Phyllodoce* mitaufgezählt. *Spirographis* wird wohl irrtümlich genannt. Ueber leuchtende Regenwürmer s. unten.

Als erste scheinen DE LA VOIE 1666 (118) und AUZOUT (18) leuchtende Annulaten erwähnt zu haben, die an Austern saßen, so daß diese Licht zu produzieren schienen. Dann kamen die Mitteilungen von ADLER, VIANELLI (617, junge Nereiden) und NOLLET (440), der in den Lagunen von Venedig eine leuchtende Nereide fand. EHRENBERG konnte die Lumineszenz bei einer aus Kieler Meerwasser stammenden *Polynoë fulgurans* durch Salzsäurereiz hervorrufen, und bei *Photocharis cirrigera*, wo er das Leuchten von den Cirren ausgehen sah, behielt er leuchtenden Schleim an den Fingern (s. 475). In Helgoland erkannte EHRENBERG *Nereis cirrigera* als die Ursache des Funkelns der Algen. Oft krochen die kleinen Ringelwürmer zu Hunderten auf den verästelten Seetangen herum, die bei Bewegung mit flimmernden Leuchtpunkten besetzt erschienen. *Chondria flagelliformis* und *Sporochnus aculeatus* werden unter diesen Algen besonders angeführt (s. 40). Auch MOLISCH hat ebendort die leuchtenden *Nereis* von Algen abgelesen, wie er dann in Triest *Heterocirrus saxicola* als grüne Lichtpunkte der Algen entdeckte (s. 410). QUATREFAGES (489) fand leuchtende *Syllis*- und *Polynoë*-Arten im Aermelkanal an Tangen, wie auch einmal in der Schale einer Seepocke (BALANUS) sitzend; sie leuchteten stark auf Berührung und ließen mit der Lupe zwei Reihen von Leuchtpunkten an den Körperseiten erkennen, auch leuchteten einzelne Fragmente der Würmer noch selbständig fort.

Bei *Chaetopterus*-Arten konnten WILL, RAY-LANCASTER (499), CLAPARÈDE (102) und LESPÈS die Produktion eines leuchtenden Sekretes feststellen. Nach WILL stammt der Leuchtschleim aus einer weißen schwammigen Drüse am Vorderteil des Körpers und von den Rändern der Segmente. CLAPARÈDE fand, daß im Wasser, welches Hautdrüsensekret von *Chaetopterus* enthält, durch Umrühren Leuchten hervorgerufen werden kann.

HERDMAN (270) beobachtete im Hafen von Manaar ein Leuchten, das vermutlich auf Heteronereiden zurückzuführen war (s. 569, p. 297).

Eingehendere Studien hat auch hier wieder erst PANCERI an einer ganzen Reihe von Anneliden unternommen (458, 459). Bei *Chaetopterus variopedatus* (Fig. 23) erhielt er besonders durch elektrische Reizung eine abundante Abscheidung von Leuchtschleim und ein Leuchten des Tieres, das sich bei Beobachtung in Süßwasser an folgende Stellen lokalisiert erwies: 1) die Tentakel; 2) die beiden weißen, durchfurchten, im äußeren Tegument gelegenen dreieckigen

Drüsen an der Basis der Füßchen des 1. Paares; 3) den Höcker in der Mitte zwischen dem 2. Paare; 4) die Oberfläche der 3 nächsten Rückenplättchen; 5) den hinteren Teil der Basis sämtlicher weiterer Füßchen. Am stärksten war die Lichtproduktion in jenen beiden Drüsen, die sich aus sphärischen Zellen mit Körnchen und Tröpfchen zusammengesetzt erwiesen, welche letzteren in Süßwasser mikroskopisch als leuchtend beobachtet wurden. Ausführgänge fanden sich nicht.

An den anderen Stellen will Panceri unter dem Mikroskope den, natürlich wieder fettartigen, Inhalt einzelliger, birnförmiger Drüsen haben leuchten sehen, welche hier zwischen den Flimmerzellen des Epithels eingestreut liegen, und wie er sie auch bei *Polycirrus aurantiacus* als den Sitz der Lichtproduktion an den langen, unabhängig voneinander auf Reize hin aufleuchtenden, Cirren anspricht, während sich bei *Polycirrus Medusa* keine derartigen Zellen fanden und sich das Leuchten auf die ganze Körperoberfläche des Wurmes erstrecken soll.

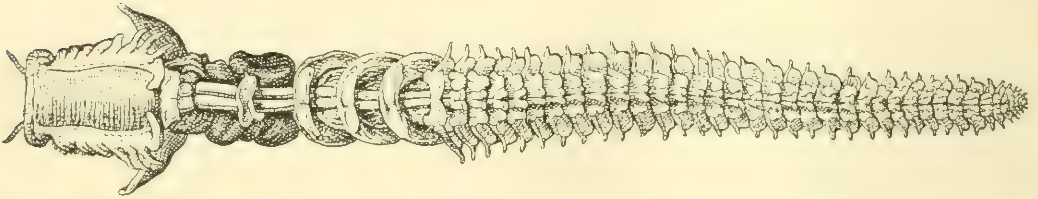


Fig. 23. *Chaetopterus variopedatus.* $^2/_3$. (Aus G. de Kerville.)

Jene einzelligen Drüsen, die sich jedoch auch bei anderen Anneliden nachweisen ließen, bezeichnet Panceri dann auch bei *Odontosyllis* als die wahrscheinlichen Leuchtdrüsen. Bei den verschiedenen *Polynoë*-Arten, wo er keine derartigen Hautdrüsen sah, gelangt er aber zu einem ganz verschiedenen Ergebnis. Bei *P. lunula*, *astericola* (*Acholoë*) und *areolata*, wo die ganzen Elytren zu leuchten vermögen, soll die Erscheinung von den Nervenendigungen ausgehen, bei *P. turcica* und *torquata* dagegen, wo nur ein halbmondförmiger Teil der Schuppen Licht auszusenden vermag, macht er körnige Zellen ohne nachweisbaren Zusammenhang mit Nerven dafür verantwortlich.

Jourdan (295, 296, s. auch 321 u. 305, p. 160) fand an den leuchtenden Stellen der Elytren von *Polynoë* Schleimzellen an der Epidermis, die er als die Quellen der Lichtproduktion ansieht. Nach Kutschera (321) hätte er indessen Muskelquerschnitte für die Zellen gehalten, die das Leuchtsekret bilden.

Ueber das Leuchten verschiedener *Polynoë*-Arten teilt noch Haswell (258) seine Beobachtungen mit. Auf Reizung läuft die Lichterregung von Segment zu Segment weiter, wobei in der Mitte jeder leuchtenden Schuppe ein Fleck dunkel bleibt und bei starkem Reize einzelne Schuppen abfallen, die noch abgetrennt weiterleuchten.

Die neuesten Arbeiten über leuchtende Anneliden sind die von Falger (195) und Kutschera (321) über *Acholoë astericola* (s. Fig. 24), die sie in Triest der Ambulacralrinne frisch gefangener Seesterne, meist *Astropecten aurantiacus*, entnahmen, um sie physiologisch und

histologisch zu untersuchen. Auch FALGER sah die Lichtproduktion ausschließlich von den Elytren ausgehen, doch beschränkt sie sich hier nach seiner Angabe noch auf eine halbmondförmige randständige Partie.

Isolierte Elytren blieben bemerkenswerterweise bis 16 Stunden lang auf elektrischen Reiz noch leuchtfähig.

Nach KUTSCHERA erfolgt die Leitung des Lichtreizes stets nur kaudalwärts, wie sich besonders beim Durchschneiden zeigte, wonach das abgeschnittene Stück leuchtete, das Vorderende aber dunkel blieb, während sich nach FALGER das Leuchten vom Reizorte aus sowohl nach vorn als auch nach hinten verbreitet.

An frischen Tieren leuchtet auf Reiz die ganze Elytre außer an der Ansatzstelle ihres muskulösen Elytrophors, doch kann auch diese gelegentlich heller erscheinen als der Rand. Einzelne Leuchtpunkte oder den Austritt von Leuchtsekret zu beobachten, gelang ebensowenig als das Abwischen eines leuchtenden Schleimes, doch sieht KUTSCHERA auf Grund histologischer Untersuchungen runde cuticulare durchborte Papillen, die am freien Rande der Elytra in flache Gruben einge-

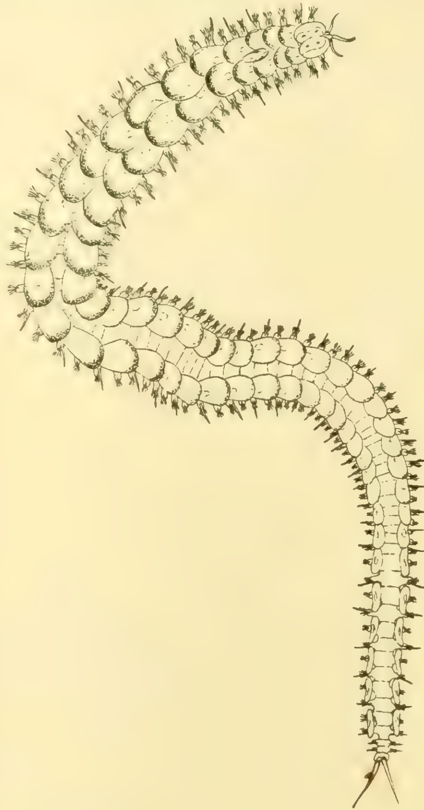


Fig. 24. *Acholoë astericola.* $^3/_1$. (Nach KUTSCHERA.)

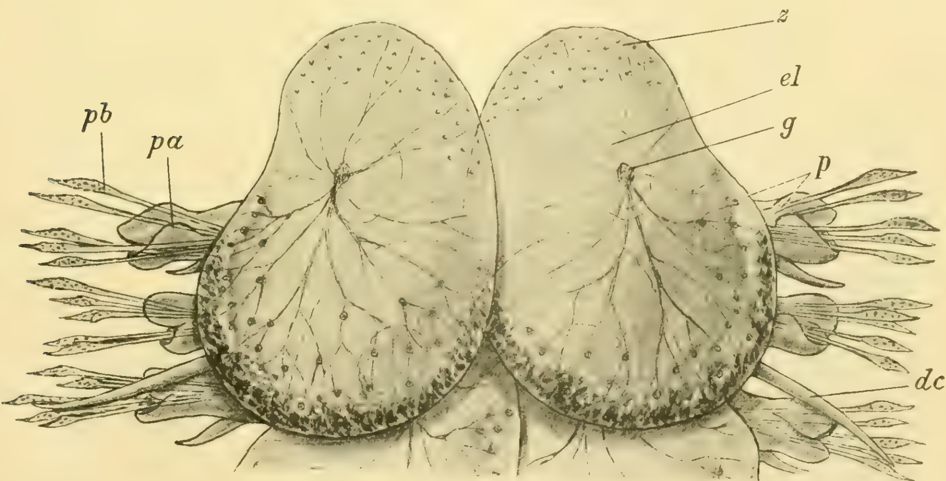


Fig. 25. Segment von *Acholoë astericola.* *p* Leuchtpapillen, *elt* Insertionsstelle des Elytrophors, *g* Ganglion. $^{70}/_1$. (Nach KUTSCHERA.)

senkt sind samt einem dazu gehörigen Komplex von Drüsenzellen als die eigentlichen Leuchtorgane an (s. Fig. 25). Die Zone der Leuchtorgane grenzt hart an den dunklen Pigmentgürtel der Elytra an. Kutschera hat sich aus den histologischen Befunden eine bestimmte Anschauung über den Vorgang der Sekretion der Leuchtsubstanz gebildet, die aus Fig. 26 zu ersehen ist. Am Grunde der Papille, deren Inhalt sich stark mit Mucikarmin färbt, häufen sich chromatinreiche Kerne, die auf Zellen hinweisen, denen die Funktion der Leuchtdrüsenzellen zugeschrieben wird. Das Leuchtsekret entweicht durch den Papillenkanal und seinen Porus. Ein genauer Zusammenhang zwischen diesem Papillenkanal und den Drüsenzellen ließ sich indessen nicht nachweisen, wie überhaupt die von Kutschera geäußerten Vorstellungen über die Entleerung des Sekretes und die Entstehung der Lumineszenz größtenteils hypothetischer Natur oder Analogieschlüsse nach Giesbrechts Untersuchungen an Copepoden sind.

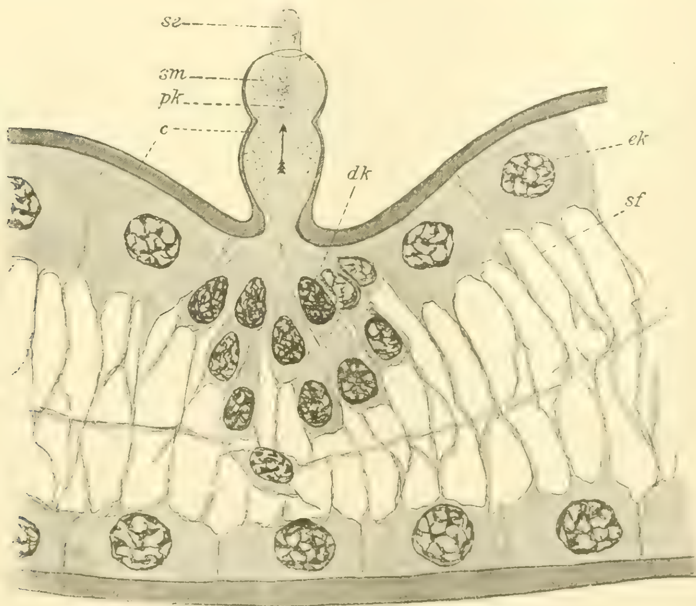


Fig. 26. Schema eines Leuchtorgans von *Acholoë astericola* nach Kutschera. *se* Sekretpfropf, *sm* altes Sekret, *pk* Papillenkanal, *c* Cuticula, *dk* Drüsen und Drüsenkerne, *ek* Ektodermkerne. (Nach Kutschera.)

Es hat entschieden viel Wahrscheinlichkeit, daß es sich bei den von Kutschera beschriebenen Organen wirklich um die gesuchten Leuchtorgane handelt, wenn auch der zwingende Beweis noch nicht erbracht ist. Weitere Untersuchungen, besonders der Vergleich mit nicht leuchtenden Arten, würden wohl die Frage ihrer Entscheidung näher bringen. Daß aber das Leuchten hier ein extracellulärer Vorgang ist und das Sekret erst nach Vermischung mit dem umgebenden Meerwasser leuchtet, wie Kutschera meint, scheint mir ein hauptsächlich auf Grund der histologischen Bilder gezogener Analogieschluß zu sein, dessen Berechtigung noch zweifelhaft erscheint. Wenn

auch bei anderen Polychäten extrazelluläres Leuchten nachgewiesen ist und sehr wahrscheinlich auch hier sowohl extra- wie intracelluläres Leuchten vorkommt, so dürften gerade die Reizversuche und Beobachtungen an *Acholoë* zunächst für den intracellulären Ablauf der Lichtproduktion sprechen.

Von polychäten Anneliden sind nun hier noch die von GREEFF (233) beschriebenen Würmer der Gattung *Tomopteris* zu erwähnen, die an den Flossen und Fußstummeln rosettenartige Organe tragen (s. 259), welche nach VEJDOVSKY Augen, nach GREEF Leuchtorgane darstellen sollen (s. 126). KIERNIK (306) konnte übrigens das Leuchten von *Tomopteris* in Bergen bestätigen.

b) Oligochäten.

Ferner müssen wir noch auf die zahlreichen Angaben über leuchtende Regenwürmer (Oligochäten) (s. 305) eingehen, über deren Leuchtvermögen die Akten noch keineswegs geschlossen sind. Schon seit 1670 (GRIMM) und 1771 (FLAUGUERGUES, 197) treten in der Literatur die verschiedenartigsten Mitteilungen auf, die von MATZDORFF (393) zusammengestellt wurden, und es muß entschieden auffallen, daß über eine so bemerkenswerte Eigenschaft eines so gemeinen Tieres noch keine genaueren und exakten Beobachtungen vorliegen. Das Phänomen wurde ausschließlich in den Monaten Juli bis Oktober, einmal auch im Dezember, an warmen regnerischen Abenden wahrgenommen. Nach FLAUGUERGUES ging das Licht hauptsächlich von der Gegend des Clitellum aus, das auch MOQUIN-TANDON als Sitz der Leuchtkraft bezeichnet, aus dem es nach der Begattung verschwinden soll. VEJDOVSKY (s. 305) sah *Lumbricus foetidus* leuchten, und OWSIANNIKOW (446) beobachtete in Kasan bei *Enchytraeus albidus*, der dem von EVERSMANN (190) als *Lumbricus noctilucus* beschriebenen Anneliden entsprechen soll, ein flackerndes Licht, das bald nur den Kopf, bald nur den Schwanz und bald den ganzen Wurm einnahm. DUGÈS fand den von ihm so bezeichneten *Lumbricus phosphoreus* in der Lohe eines Gewächshauses. In Gewächshauserde fand auch GIARD (1887) seinen Lumbriciden, den er *Photodrilus* benennt. Er fand die Tiere auch im Sande der Wege in der Nachbarschaft leuchtender Klümpchen und spricht dem Sekrete von Drüsen, die die Speiseröhre umgeben und auf dem Rücken nach außen münden sollen, das Leuchtvermögen zu.

BRUGIÈRE (79) erwähnt ebenfalls das Leuchten der Erdwürmer, DUGÈS, GIARD, OWSIANNIKOW (446), MONIEZ, wie auch STEIN (566, s. 410) und MATZDORFF (393) sprechen von einer leuchtenden Absonderung, die sich auch den von den Würmern berührten Gegenständen mitteilt, und es erscheint als möglich, daß gewisse Regenwürmer ein Sekret liefern, das unter bestimmten Bedingungen Lichtenergie zu produzieren vermag, doch läßt sich der Verdacht nicht unterdrücken, daß eine Infektion mit photogenen Organismen vorliegt (MOLISCH, 410, p. 82), zumal wir seit MOLISCH die ungeheure Verbreitung der leuchtenden Bakterien und Pilzmycelien kennen und auch anderweitige Lichtseuchen vorkommen (s. Sekundäres Leuchten). Schon PANCERI (459), der nur einmal junge halbtote Regenwürmer leuchten sah, die ihm aus Perugia zugesandt waren, hielt die Erscheinung, die den Gärtnern völlig unbekannt war, für zufällig und von der Nahrung und anderen Faktoren abhängig, und auch MOLISCH

gelang es niemals, etwas Positives zu beobachten. Für eine Infektion mit Bakterien oder die Vermischung mit leuchtendem Pilzmycel scheint mir vielleicht die weiße Farbe zu sprechen, in der die Würmer nach Moquin-Tandon und Forester leuchteten, während allerdings Giard, Moniez und Matzdorff die Farbe des Lichtes der grünlichen bei den Leuchtkäfern vergleichen.

Auch Haupt (259), welcher das Leuchten von *Allobophora foetida* nicht bestätigen konnte, vermutet Mikroorganismen, die in dem abgeschiedenen Schleime zeitweilig wuchern, als Ursache des Leuchtens.

Weitere Untersuchungen müssen entscheiden, ob sich im Sekrete der Regenwürmer als einem guten Nährboden Leuchtbakterien finden lassen, ob die Tiere nur zufällig an feuchten Stellen mit leuchtenden Pilzmycelien zusammentreffen, oder ob ihnen vielleicht doch unter gewissen Bedingungen eine selbständige Leuchtsekretion zukommt.

Anhang.

a) Bryozoen.

Bei den Moostierchen kommt nach Molisch's Meinung eine Lichtproduktion häufiger vor, als man bisher annimmt. Molisch fand bei verschiedenen Meeresalgen als Ursache ihrer Lumineszenz die Rasen von *Membranipora pilosa*, deren Leuchten auch bereits Landsborough erwähnt (*Flustra pilosa*, *Flustra membranacea*). Ehrenberg nennt auch noch eine leuchtende *Retepora*, Gadeau de Kerville noch *Scrupocellaria reptans* L.

b) Enteropneusten.

Die Lumineszenz von *Balanoglossus minutus* Kowal. hat Panceri (459) in Neapel entdeckt, der das Tier beschreibt und abbildet. Auch hier nimmt er einzellige flaschenförmige Drüsen als die wahrscheinliche Quelle der Leuchtsubstanz an.

Molisch wurde in Triest von Cori auf die Lichtentwicklung des *Balanoglossus* aufmerksam gemacht und konnte sich wiederholt an lebenden Tieren davon überzeugen (410, p. 11).

V. Tunicaten.

Von leuchtenden Manteltieren nennt bereits Ehrenberg (173):

Pyrosoma atlanticum (Monophora noctiluca), *P. giganteum*, *P. elegans*, *P. pygmaeum*, *Salpa democratica (cornuta, sociata)*, *S. maxima (appendiculata)*, *S. mucronata (cyanogaster)*, *S. polycratica (Rathkeana)*, *S. vivipara* Péron, *S. cylindrica (punctata, septemfasciata)*, *S. socia (anteliophora)*, *S. Horneri, truncata, caudata (Diphyes)*.

Quatrefages zählt noch *Phallusia intestinalis, Salpa zonaria* und *S. Tilesii* auf (490, p. 240).

Noch sehr der Bestätigung bedürftig erscheinen die Angaben von Giglioli (s. 369, p. 114), der dreifarbig leuchtende Appendicularien und mehrere Arten leuchtender *Doliolum* gesehen haben will. Ob die bei *Ciona intestinalis* und *Botryllus Schlosseri* beobachtete Lumineszenz von einer selbständigen Lichtproduktion herrührte, stellt Gadeau de Kerville (305) in Frage.

Auch sonst lassen die spärlichen Berichte über leuchtende Salpen die Vermutung nicht unterdrücken, daß es sich bei diesen Tieren gar nicht um eine selbständige Lichtproduktion handelt.

In der neueren Literatur finden sich nur bei STEUER (569) kurze Angaben. STEUER selbst sah im Golf von Triest oftmals die langen Ketten der *Salpa africana-maxima* in weißem, kontinuierlichem Lichte erstrahlen, das aber stets auf den Eingeweidenucleus beschränkt blieb und daran denken ließ, daß Leuchtorganismen gefressen waren (KELLER). Besondere Leuchtorgane sind bisher nicht gefunden worden. Nach GERSTÄCKER sollten die Salpen einen leuchtenden Schleim absondern. STEUER vermutet übrigens, daß das von AELIAN beschriebene leuchtende Seegewächs wohl *Salpa africana-maxima* gewesen sei (569, p. 1).

Die Feuerwalze, *Pyrosoma atlanticum*, deren Beteiligung am Meerleuchten zuerst PÉRON (467) beschreibt, stellt einen bis zu 25 cm langen dickwandigen Zylinder dar, in dessen Wandung Tausende von Einzeltieren eingebettet sind (s. Fig. 27). Nächst den Mitteilungen von LESUEUR (345), SAVIGNY, dem Dichter CHAMISSO (De salpa, 1819), KUHL (319), BENNET (46), DARWIN (114, p. 18) über leuchtende Pyrosomen berichtet MEYEN (397), der alles Meerleuchten auf den die lichtproduzierenden Tiere umgebenden Schleim zurückführt, von leuchtenden Salpen (173, p. 518, 513) und gibt auch eine

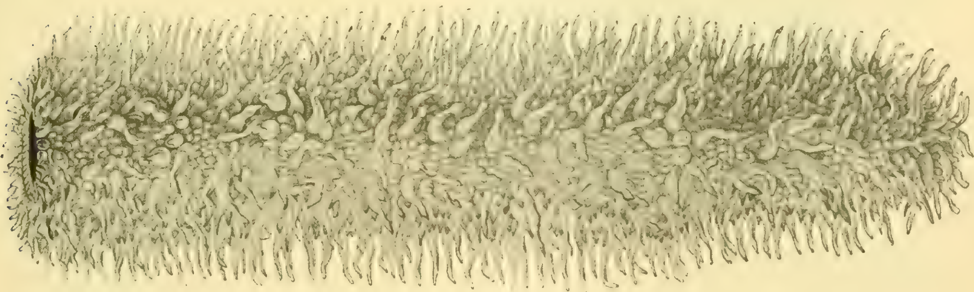


Fig. 27. *Pyrosoma giganteum.* Kolonie. (Nach DESHAYES.)

unklare Beschreibung des bei den Pyrosomen von besonderen Leuchtorganen ausgehenden Leuchtvermögens, dessen Erschöpfung durch häufige Reizung er ebenfalls erwähnt (475, p. 285). Auch beschreibt MEYEN, wie eine Kolonie, die an beiden Enden gefaßt wurde, zuerst an diesen und erst später in der Mitte leuchtete (s. 569, p. 301). Aehnlich beobachtete auch HUXLEY (1850) und VOGT (s. 569) das Fortschreiten der Lumineszenz von einem zum anderen Ende der Kolonie.

Die einzigen neueren Arbeiten sind auch hier wieder die von PANCERI (456, 453), die indessen das Thema keineswegs erschöpfen, vielmehr zu erneuten, besonders auch histologischen Untersuchungen herausfordern. PANCERI gelang es, den Sitz der Lichtproduktion bei *Pyrosoma* genau zu lokalisieren. Das Licht geht in jedem Einzeltier der Kolonie von 2, über der Mitte des Flimmerbogens (*f.*) im peripharyngealen Blutsinus gelegenen Mesenchymzellenhaufen aus, die den linsenförmigen Körperhaufen von KEFERSTEIN und EHLERS entsprechen (Fig. 28 und 29). PANCERI kommt auch hier wieder

zu dem Schlusse, daß die in den kernlosen kugeligen Zellen dieser Leuchtorgane enthaltene Leuchtmaterie, deren Lumineszenz unter dem Einflusse der üblichen Reizformen wie auch nach dem Eintrocknen untersucht wurde, aus einer Fettsubstanz besteht. Die progressive Fortleitung der Lichterregung, die Panceri wieder den bei *Pennatula* beobachteten Leuchtströmen vergleicht, soll vermutlich den allerdings nicht nachgewiesenen Nervenfasern eines von ihm gefundenen, die Einzeltiere der Kolonie verbindenden Muskelsystems zukommen.

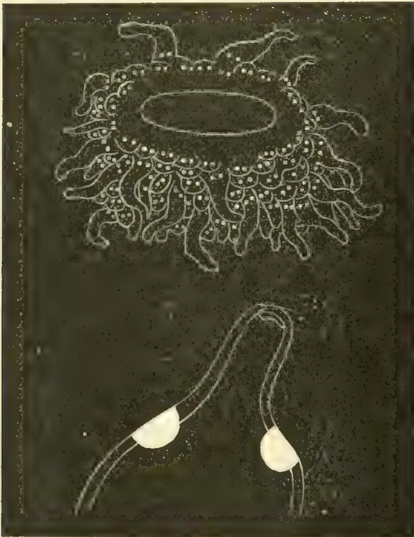


Fig. 28.

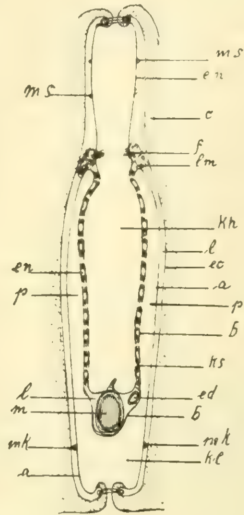


Fig. 29.

Fig. 28. Der Sitz des Leuchtens bei *Pyrosoma giganteum*. (Nach Panceri.)
Fig. 29. Längsschnitt durch ein Einzeltier von *Pyrosoma*. *lm* Leuchtorgane, *f* Flimmerbogen, *kh* Kiemendarmhöhle. (Nach Seeliger.)

VI. Echinodermen.

1. Seeigel und Seesterne.

Ueber leuchtende Seeigel bringt Ehrenberg (173) nur in seinem tabellarischen Verzeichnis der annehmlichen Beobachtungen sämtlicher organischer Leuchterscheinungen eine Notiz, bei welcher es sich indessen bloß um die leuchtende Mundöffnung eines toten Tieres handelt. Außer dieser findet sich nur noch eine Angabe von Döderlein (127, 128, s. Ludwig und Hamann, 372, p. 1302, 1085), der an Exemplaren von *Diadema setosum* Gray, die frisch aus dem Wasser genommen wurden, ein prächtiges Phosphoreszieren sah. An 5 Meridianen der Schale zeigte sich ein unruhig zitternder, leuchtender Streifen, bald verschwindend, bald hell glänzend, während in der Mitte jedes Meridians an der Peripherie der Schale ein Punkt ziemlich beständig in ruhigem, mildem Lichte leuchtete. F. und P. Sarasin fanden auf der Oberfläche dieses Seeigels von Ceylon 1000—2000 glänzend blaue, 2—1 mm große Flecke, deren mikroskopische Struktur

derjenigen der Insektenaugen ähnelt und lichtbrechende Pyramiden in einem schwarzen Pigmentbecher aufweist. Im Gegensatze zu der SARASINschen Auffassung dieser Organe als echte Augen glauben LUDWIG und HAMANN sie als Leuchtorgane ansprechen zu dürfen, indem sie die Zusammensetzung jener Pyramiden aus modifizierten Drüsenzellen oder Schleimzellen hervorheben.

Einer gewissen Berühmtheit erfreut sich ein angeblich leuchtender Seestern durch seinen von Brising, dem glänzenden Brustschmuck der Freya, hergeleiteten Namen *Brisinga*. Mir scheint aber, daß ihm mit Unrecht von manchen Autoren eine selbständige Lichtproduktion zugeschrieben wird (305, 488, 370). Die Abhandlung seines Entdeckers, des norwegischen Dichters und Naturforschers ASBJÖRNSEN (15), steht mir zwar nicht zur Verfügung, doch geht zunächst aus dem Zitat bei G. DE KERVILLE (305, p. 49) noch nicht hervor, daß eine eigentliche Lumineszenz beobachtet wurde: „Wenn dieses Tier", sagt ASBJÖRNSEN, „vollständig und unverletzt ist, wie ich es ein- oder zweimal, während es noch in der Dredge unter Wasser war, gesehen habe, so ist es von einem einzigen Glanze; es ist eine leibhafte gloria maris." Ferner ist aber auch in der Monographie von G. O. SARS über das Genus *Brisinga* (521, p. 1) nirgends von Lichtproduktion die Rede. SARS, der selbst mit seinem Vater im Hardangerfjord Brisingen fing, erwähnt nur, daß ebendort ASBJÖRNSEN 1853 einen Seestern beim Dretschen erhielt, den er „Owing to its highly magnificent appearance . . ." *Brisinga* (*endecacnemos*) taufte. Auch weiter ist nur von einem „extremely peculiar exterior and brilliant color and . . . its gigantic size" die Rede (p. 1), so daß es wohl noch eine Uebertreibung der poetischen Begeisterung des nordischen Dichters bedeutet, wenn wir hier wirklich ein Ausstrahlen selbstproduzierten Lichtes annehmen. Auch erwähnt SARS für *Brisinga coronata*, die er mehrmals länger beobachtete, nichts von Lumineszenz. Der Bestätigung scheint danach auch wohl noch die Angabe von PERRIER bedürftig, der an Bord des „Talisman" bei *Odinia elegans*, dem Vertreter einer verwandten Gattung, ein Leuchten nachgewiesen haben soll (305, p. 50; 370, p. 737).

EHRENBERG führt unter den leuchtenden Asteroiden noch einen *Asterias* s. *Gorgonocephalus caput Medusae* auf. Auch *Holothuria* findet sich in EHRENBERGS Verzeichnis erwähnt, indessen ist dabei auf *Physalia* verwiesen, womit wohl eine Verwechselung vorliegen soll.

2. Schlangensterne.

Weit besser sind wir durch experimentell physiologische und histologische Forschungen der letzten Jahre über das Leuchten der Schlangensterne unterrichtet, wie es jetzt bei folgenden Arten beobachtet wurde:

Amphiura squamata (*A. elegans, Ophiura noctiluca, Asterias noctiluca, Ophiolepis squamata*); *Amphiura filiformis*; *Ophiopsila aranea*, *Ophiopsila annulosa* (*Ophianoplus annulosus*); *Ophiacantha bidentata* LJN. (*Ophiacantha spinulosa* M. T.); *Ophioscolex glacialis* M. TR., *Ophiothrix* (?).

Mit welchen Arten die bei EHRENBERG und QUATREFAGES (490, p. 240) genannten *Ophiura telactes* und *phosphorea*, die nach PÉRON (469) leuchten, wie die bei DITTRICH erwähnte *Amphiura phosphorea* PÉRON und die von PANCERI (448, p. 22) angeführte *Ophiolepis Ballii* M. T. identisch sind, entzieht sich meiner Beurteilung,

ebenso die Frage, welchen leuchtenden Ophiuriden Trojan (602, p. 344) mit *Ophiacantha spinulosa* meint, die er in Neapel beobachtet haben will und die, wie ich Ludwigs Prodromus (369) und einer brieflichen Mitteilung von Reichensperger entnehme, im Mittelmeer gar nicht vorkommt, wo vielmehr als einzige *Ophiacantha* die Art *setosa* M. T. (*O. scabra* Sars Mid. Lit. Fauna, p. 78, 1857) bezeichnet wird, deren Leuchtvermögen sich nirgends erwähnt findet. Auch die Angabe, daß sich bei der vermeintlichen *Ophiacantha spinulosa* die Lumineszenz auf die Ventralseite der Arme beschränkt und in den Ambulacralfüßchen ihren Sitz zu haben schien (602, p. 345), steht im Gegensatz zu allen exakten Beobachtungen an lichtproduzierenden Schlangensternen.

Die zuerst von Müller u. Troschel (Syst. Ast., 1842, p. 107) beschriebene *Ophiacantha spinulosa*, jetzt *bidentata* genannt, soll nur bei Spitzbergen vorkommen. Indessen spricht auch Sokolow (553) von einer *Ophiacantha bidentata* der Murmanküste, deren nach Sokolow sich auf die Stacheln, ihre Basen und die Lateralplatten erstreckende Lumineszenz Awerinzew entdeckt haben soll. Wyville Thomson (582, p. 148) beschreibt ausführlich das Leuchten von *Ophiacantha spinulosa*, das er auf der „Porcupine" an frisch gefangenen Exemplaren beobachtet hat. Danach soll sich das grüne Licht zuweilen vom Rande der Körperscheibe nach ihrer Mitte oder auch von den 5 Armspitzen gleichzeitig zentralwärts verbreiten. Auch diese Angaben lassen sich schwer mit den neuesten Untersuchungen anderer Arten in Einklang bringen.

Ueber *Ophiothrix* findet sich bei Mac Intosh (382) die Mitteilung, daß die Jungen, die im tiefen Wasser leben, leuchten, während die an der Flutgrenze lebenden Tiere kein Leuchtvermögen aufweisen. Auch Mangold (386, p. 628) konnte an ganz oder halb ausgewachsenen Exemplaren von *Ophiothrix fragilis* bei mechanischer und chemischer Reizung wie nach Autotomie kein Leuchten beobachten.

Godlewski (s. 386, p. 628) sah bei *Ophiothrix* wie bei *Ophiopsila* gelegentlich das reife *Sperma* leuchten, wobei indessen als Ursache marine Photobakterien nicht ausgeschlossen erscheinen.

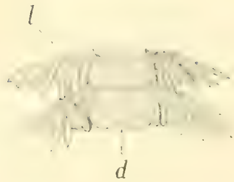
Die erste Echinodermenart, deren Leuchten bekannt wurde, war die kleine *Amphiura squamata*, die Viviani (618) bereits 1807 erwähnt. Damals hieß das Tier *Asterias noctiluca*, unter welchem Namen es auch von Panceri (459, p. 17) untersucht und leuchtend abgebildet wurde. Tilesius (605, p. 333) will in Helgoland mikroskopische Seesternchen leuchtend beobachtet haben, deren Licht er anfangs den mitgefangenen Crustaceen zuschrieb. Panceri gibt an, daß das Leuchten an der Basis der Pedicellen (Füßchen) auftritt und daß er die Leuchtorgane nicht finden konnte. Letzteres sagt auch Quatrefages (489, 490), bei dessen „petites Ophiures grisâtres" es sich offenbar um die graugrün oder graubraun gefärbte *Amphiura squamata* handelt, der indessen die Leuchtfunktion den Muskeln zuschreibt, welche die Armwirbel verbinden und in denen allein er die Phosphoreszenz gesehen haben will. Er konnte das Phänomen stets nur gleichzeitig mit Bewegungen der Arme beobachten und kam wohl dadurch zu dem Rückschluß auf die Muskeln. Richtig ist seine Entdeckung, daß mechanische Reizung die Lichtproduktion erschöpft, und daß eine mehr oder minder lange Zeit vergehen muß, bis die Reaktion wieder ausgelöst werden kann.

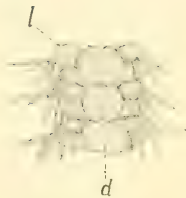
Im Hafen von Triest fand Molisch (410, p. 10) *Amphiura squamata* zahlreich auf Algen sitzend und deren sterngleiches Leuchten bedingend.

Mangold (386, 388) untersuchte in Neapel, wo alle 4 oben zuerst genannten leuchtenden Ophiuridenarten oft reichlich zu haben sind, die genauere Lokalisation der Lichtproduktion der Schlangensterne bei vorgeschrittener Dämmerung oder abgeblendetem elektrischen Licht mittels der Lupenbeobachtung und konnte für *Amphiura squamata* feststellen, daß die Lumineszenz allein in den proximalen Teilen der Basalplatten der Stacheln auftritt, so daß man also in jedem Wirbel zwei leuchtende Felder beobachten kann, wie es die Panceri sche Abbildung ungefähr richtig wiedergibt. Niemals trat das Phänomen in anderen Teilen auf. Gestützt auf diese an frischem und reichlichem Material ausgeführten Beobachtungen trat Mangold (388) der bald nachher von Sterzinger (568) auf Grund von „sehr häufig von Mißerfolgen begleiteten“ mikroskopischen Untersuchungen an „meist schon sehr erschöpftem oder gar im Absterben begriffenem“ Versandmateriale geäußerten Anschauung entgegen, daß sich die Leuchtorgane von *Amphiura squamata* an der Spitze der Füßchen befänden. Auch Reichensperger kann der Ansicht, daß das Leuchten durch Schleim erzeugt wird, „der von den Zellen des äußeren Epithels an der Spitze der Füßchen sezerniert wird, sich in den Intercellularräumen sammelt und durch Oeffnungen in kleinen Papillen am vordersten Ende des Füßchens ausgestoßen wird“ (568), auf Grund seiner umfassenden histologischen Untersuchungen an Ophiuriden nicht zustimmen (501). Trojan (602) wendet sich gegen die Bezeichnung als Leuchtorgane und spricht jenen Schleimbildungen jegliche Lumineszenz ab, bei *Ophiacantha spinulosa* schien aber auch ihm die Lumineszenz in den Ambulakralfüßchen ihren Sitz zu haben (602, p. 345).

Ein besonderes Interesse verdient die große Verschiedenheit der Lokalisation der Lichtproduktion bei den verschiedenen Arten der Schlangensterne. Im Gegensatz zu *Amphiura squamata* erwiesen sich bei *Amphiura filiformis*, deren Leuchtvermögen Mangold in Neapel entdeckte, ausschließlich die Stacheln als Sitz der Lumineszenz, während hier die Skelettplatten niemals ein Leuchten beobachten ließen. Ein ähnlicher Unterschied zeigte sich bei dem anderen einander nahe verwandten Artenpaare *Ophiopsila annulosa* und *aranea*, bei deren ersterer die Ventralplatten der einzelnen Wirbel, die Lateralplatten, aber auch sämtliche Stacheln, darunter auch die Flimmerstacheln, zu leuchten vermögen, während bei *aranea* an den Stacheln niemals eine Lichtproduktion zu sehen war. Von den Seitenplatten leuchtet bei den Ophiopsilen in jedem Wirbel nur die der Scheibe des Tieres zugewendete Hälfte, die den Stacheln zur Basis dient. In Fig. 30 sind einige der nach den Armspitzen hin immer schlanker werdenden Armwirbel von *Ophiopsila annulosa* und in dunkler Zeichnung die entsprechenden Leuchtbilder wiedergegeben. Man kann sich danach vielleicht einen Begriff von der Pracht der Erscheinung machen, die ein Tier dieser Art mit seinen 5 bis zu 12 cm langen Armen und den etwa 20000 leuchtfähigen Stacheln gewährt, wenn es beispielsweise durch einen kräftigen Wasserstrahl in allen Teilen gleichzeitig zum Leuchten gebracht wird. Fig. 31 läßt das unterschiedliche Verhalten des Leuchtbildes bei *Ophiopsila aranea* erkennen.

Den auffallendsten Unterschied in der Leuchtfähigkeit weisen indessen *Amphiura filiformis* und *Chiajei* auf, die beide gleiche Größe und ziemlich gleiche orangerote bis gelbbraune Färbung zeigen und deren Hauptdifferenz in den erst bei Lupenbetrachtung erkennbaren



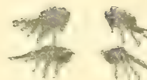
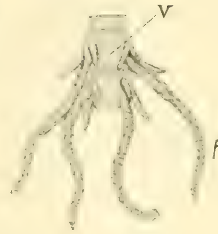





Fig. 30 b.

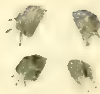





Fig. 30 a.

Fig. 30 a und b. Sitz des Leuchtens bei *Ophiopsila annulosa*. a Dorsalansicht einiger Armwirbel und die entsprechenden Leuchtbilder; leuchtende Stellen dunkel gezeichnet, *l* laterale, *d* dorsale Platte.

b Ventralansicht. *v* Ventrale Platte, *f* Füßchen. (Nach MANGOLD.)



Fig. 31a.



Fig. 31b.



Fig. 32.

Fig. 31. *Ophiopsila aranea*. *a* Seitenansicht zweier Armwirbel, *b* das entsprechende Leuchtbild. (Leuchtende Stellen dunkel gezeichnet.) (Nach MANGOLD.)

Fig. 32. Dorsalansicht zweier Armwirbel von *Amphiura filiformis*. (Nach MANGOLD.)

amboßartigen Stacheln bei *filiformis* besteht (Fig. 32). *Amphiura Chiajei* leuchtet nämlich überhaupt nicht, und es lassen sich daher beide Arten noch leichter als durch die Lupenbetrachtung durch die Wirkung mechanischer Reizung aus den eingefangenen Haufen trennen, wobei allein *filiformis* stets prompt mit Leuchten reagiert.

Bei der lebendig gebärenden *Amphiura squamata* konnte MANGOLD (386, p. 628) wiederholt beobachten, daß die noch nicht ausgekrochenen und noch ganz im Dotterschleim steckenden Jungen mit ihren kaum 2 mm langen Armen auf mechanischen Reiz bereits mit Leuchten reagieren, ja sogar im Mutterleibe durch ihre Lichtproduktion bei Beklopfen der mütterlichen Körperscheibe ein Leuchten der letzteren vortäuschen können. Auch WYVILLE THOMSON (582) sah kaum dem Pluteusstadium entwachsene Ophiuriden leuchten.

Physiologisch ist am eingehendsten unter den leuchtenden Schlangensternen *Ophiopsila annulosa*, deren Leuchtvermögen vorher nur von LO BIANCO (358) erwähnt wurde, von MANGOLD behandelt worden, welcher den Einfluß der mechanischen, chemischen und elektrischen Reizung, der Giftwirkung, der Erschöpfung und Erholung an dem spontan nichtleuchtenden Tiere wie seinen isolierten Leuchtstacheln untersuchte und auch die Bedeutung des Nervensystems für die Lichtproduktion feststellte. Die Fortleitung der Leuchterregung erfolgt allein durch die längs der Ventralseite der Arme verlaufenden radialen Nervenstränge und von einem Arm zum anderen durch den Nervenring, der in der Körperscheibe den Schlund umgibt. Durchtrennt man einen Radialnerven, so bringt ein dem neurotomierten Arme distal applizierter Reiz nur noch in diesem selbst bis zur Operationsstelle ein Leuchten hervor, während sonst auch in den anderen Armen reflektorisch die Lichtproduktion eintritt. Auch bei Reizung des Scheibenrückens bleibt jenseits der Nervendurchschneidungsstelle wie jede Bewegung so auch das Leuchten aus (386, p. 618).

An der kleineren *Ophiopsila aranea*, deren Leuchten vordem nur von GRUBE (238) erwähnt wurde (s. HELLER, 265), gelangte MANGOLD bis auf die Lokalisation der Lumineszenz zu den gleichen Versuchsergebnissen wie bei *annulosa*. Einige Zeit nachher veröffentlichte TROJAN (602, 603) seine bereits vorher angestellten Beobachtungen an beiden Arten, welche sich besonders auf den Einfluß mechanischer Reizung beziehen. Versuche mit *aranea*, welche TROJAN auf trockenem Uhrschälchen in der Hand hielt, deuten auf eine die Lichtproduktion fördernde Einwirkung allmählicher Erwärmung; im gleichen Sinne wirkt auch die langsame Austrocknung.

Fragen wir nun nach den Leuchtorganen der Schlangensterne, nach den Gewebselementen, welche hier die Lichtenergie produzieren, und ihrer Struktur, so haben wir es in erster Linie den ausgedehnten und gründlichen histologischen Untersuchungen REICHENSPERGERS (501, 502, 503) über die Drüsengebilde der Ophiuren und die mikroskopische Anatomie besonders von *Ophiopsila* zu danken, daß wir die Entstehung der Lumineszenz in den leuchtenden Körperstellen der Ophiuriden mit größter Wahrscheinlichkeit in die sich an ihnen vorfindenden eigenartigen Zellen als Leuchtzellen vorlegen dürfen.

REICHENSPERGER fand in den leuchtenden Lateralstacheln, Wimperstacheln und Ventralplatten von *Ophiopsila annulosa*, ferner in den Stacheln von *Amphiura filiformis* und zuweilen andeutungsweise in den Lateralplatten von *Ophiopsila aranea* charakteristische Drüsenzellen und Zellkomplexe tief im Bindegewebe eingelagert, welche in den nichtleuchtenden Stacheln von *Ophiopsila aranea*, den nichtleuchtenden Skelettplatten von *A. filiformis* wie bei der nichtleuchtenden *A. Chiajei* vollkommen fehlen. Ihr Bau ist besonders in den Lateralstacheln gut erkennbar

wie es die Fig. 33 von *Ophiopsila annulosa* und Fig. 34 von *Amphiura filiformis* zeigt. Es sind platte große Zellen (Fig. 35), deren feinkörniger Inhalt sich mittels Thionin und Mucicarmin intensiv färbt, mit langen Ausläufern in das Epithel. Kurz vor dem Eindringen in das Epithel verdicken sich die Ausläufer oder Ausführungsgänge etwas (Fig. 34 *vd*), und bei *Ophiopsila* zeigt sich hier die *Cuticula* von einem feinen Kanälchen durchbohrt (Fig. 36), wie es bei *Amphiura filiformis* nicht nachzuweisen war. In den Stacheln sind die Zellkörper dem Längsnerven dicht aufgelagert. Daß sich die gleichen Gebilde in den Lateralplatten von *Ophiopsila aranea* nicht nachweisen ließen oder wenigstens nicht mit unzweifelhafter Gewißheit, führt Reichensperger auf die Menge und Dichtigkeit des hier vorhandenen schwarzbraunen Pigmentes zurück. Bei *Amphiura squamata* sind es feine lange Zellen, deren Zellleib im Maschenwerk der verkalkten Grundsubstanz der Skelettplatten gelegen ist, welche sich am häufigsten in den ganzen Lateralplatten sowie an den Rändern der Ventralplatten in Nachbarschaft der Füßchenbasis fanden, bei allen Tieren ganz vereinzelt auch in der dorsalen Scheibenhaut anzutreffen waren, wo sie indessen bei jungen Tieren vollkommen fehlten.

Wenn auch das vereinzelte Auftreten der spezifischen Drüsenzellen an der bisher nicht leuchtend beobachteten Scheibe von *Amphiura squamata*, wie auch der unvollkommene Nachweis derselben an den leuchtenden Lateralplatten von *O. annulosa* und *aranea* noch zur Vorsicht mahnen, so wird man doch angesichts der genauen Uebereinstimmung der von Mangold festgestellten Lokalisation der Luminesszenz mit den von Reichensperger erhobenen Befunden, wie besonders in anbetracht des bis auf jene vereinzelte Ausnahme nachgewiesenen völligen Fehlens jener Drüsenzellen an den gleichen, aber nicht leuchtenden Stellen der nächstverwandten Arten, kaum mehr Bedenken zu tragen brauchen, jene Gebilde mit Reichensperger als Leuchtzellen zu bezeichnen. Die Analogie mit der drüsigen Natur anderer Leuchtorgane bestärkt uns in dieser Auffassung; ein exakterer Beweis wird sich wohl kaum gewinnen lassen.

Auch Trojan (603) hat durch eingehende histologische Studien bei beiden Ophiopsilaarten nach Leuchtorganen gefahndet und Drüsenzellen gefunden, im Gegensatz zu Reichensperger aber bei beiden Arten in gleicher Verteilung, also auch an den leuchtenden Lateralplatten von *aranea*, ferner aber auch an den von Mangold als nichtleuchtend bezeichneten Lateralstacheln, Wimperstacheln und Tentakelschuppen dieser Art. An den Ventralplatten von *aranea* war indessen nichts zu finden. Trojan beschreibt drei Haupttypen von keulenförmigen Zellen, mit homogenem schleimigem, mit feinkörnigem und mit schleimig körnigem Inhalt, welche er, freilich ohne nähere Gründe, als verschiedene Altersstadien, als Regenerations-, Reifungs- und Entleerungsphasen, von Drüsenzellen auffaßt. Zwischen diesen inneren Zellen mit langen Ausläufern und anderen pilzhutähnlichen Gebilden unter der Stacheloberfläche nimmt Trojan mit Sicherheit einen Zusammenhang an, wenngleich es ihm niemals gelungen ist, einen solchen zu sehen (p. 893). Die pilzhutähnlichen und knopfartigen Bildungen werden als Sekretstauungsformen gedeutet, die das Leuchten erhöhen (p. 896, 910). Den Befund der mutmaßlichen Leuchtzellen bei *aranea* auch da, wo Mangold kein Leuchten beobachten konnte, sucht Trojan damit zu erklären, daß jener es dort übersehen habe, und führt es auf eine geringere Ausbildung der Leuchtzellen zurück; vorher wurde dagegen hervorgehoben, daß Bilder von solcher Deutlichkeit und Schönheit wie in den Lateralstacheln anderswo bei *Ophiopsila aranea* nicht angetroffen wurden, und diese hatte Mangold ausdrücklich als nicht leuchtend bezeichnet. Gerade die Abbildungen vom Lateralstachel von *aranea* scheinen mir nicht recht überzeugend, und es würde sich vielleicht eine Nachprüfung verlohnen, einmal ob die hier von Trojan angegebenen Zellen wirklich drüsiger Natur, und wenn sie es sind, ob sie zu derselben spezifischen Art gehören wie die von Reichensperger und Trojan an den leuch-

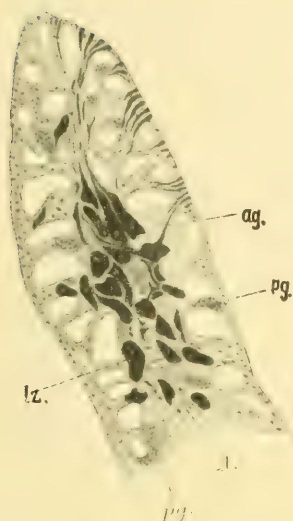




Fig. 33. Fig. 34.

Fig. 33. Lateralstachel von *Ophiopsila annulosa.* Längsschnitt. Leuchtzellen *lz* mit Ausführgängen *ag* auf der bindegewebigen Achse *A*, *pg* Pigment. (Nach REICHENSPERGER.)

Fig. 34. *Amphiura filiformis.* Längsschnitt durch einen Lateralstachel. *lz* Leuchtzellen, *ag* Ausführungsgänge, *vd* Verdickungen derselben. (Nach REICHENSPERGER.)



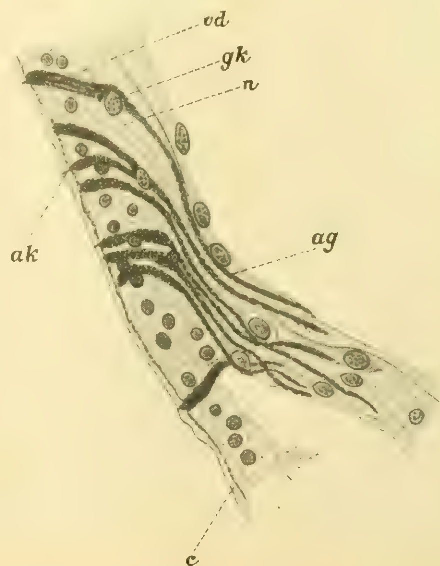


Fig. 35. Fig. 36.

Fig. 35. Leuchtzellen von *Ophiopsila.* *lz* Leuchtzellen, *ag* Ausführungsgang. (Nach REICHENSPERGER.)

Fig. 36. Lateralstachel von *Ophiopsila.* Teil eines Längsschnittes. *ag* Ausführungsgänge der Leuchtdrüsenzellen, *ak* Mündungskanälchen. (Nach REICHENSPERGER.)

tenden Stellen aufgefundenen, oder ob es sich um andersartige Drüsenzellen handelt, deren ja besonders von Reichensperger (503) verschiedenartige bei Ophiuriden beschrieben sind. Dabei wären auch *Ophiacantha bidentata* und *Ophioscolex glacialis* aufs neue zu untersuchen, bei deren ersterer Sokolow (553) Zellen gefunden haben will, die mit Reichenspergers Leuchtzellen identisch sein sollen, die er aber auch bei nichtleuchtenden Ophiuren auffinden konnte. Sokolow vermutet dicke faserige Stränge, die er in den Stacheln und Platten von *Ophiacantha*, doch auch an nicht leuchtenden Stellen und bei nicht leuchtenden Formen nachweisen konnte, als Sitz der Lichtproduktion. Daß die leuchtende Substanz zunächst aus den Stacheln zu der Basis derselben zusammenfließt, um sich dann allmählich diffus durch den ganzen Körper des Armes zu verbreiten, wie Sokolow meint, ist recht unwahrscheinlich. Aus der Arbeit, die abgesehen von der Neuheit der beobachteten Art sonst nichts neues bringt, ist noch zu erwähnen, daß bei *Ophioscolex* die Stacheln und einige Punkte auf jeder Seite der Wirbel zu leuchten vermögen.

Daß auch bei den Ophiuren eine spezifische Leuchtsubstanz als Sekret gebildet wird, erscheint schon aus anderen Gründen wahrscheinlich. Mangold (386, p. 619) wies bereits darauf hin, daß die Erschöpfung und Erholung des Leuchtvermögens auf Verbrauch und Neubildung eines spezifischen Leuchtsekretes hindeutet, er hob auch hervor, daß jedenfalls kein Sekret abgeschieden wird, welches noch längere Zeit außerhalb des Körpers leuchtet, da es nicht gelingt, ein leuchtendes Substrat abzuwischen, und da die Grenzen der allein leuchtenden Teile völlig konstant sind. Das Sekret könnte höchstens im Augenblicke der Ausscheidung in die umgebende Flüssigkeit aufleuchten, was indessen auch nicht beobachtet worden ist. Auch die Wirkung des Atropins, das nicht erregend auf die Lichtproduktion wirkt, die Leuchtfähigkeit auf Reiz vielmehr lange konserviert, glaubt Mangold für die sekretorische Produktion des Leuchtstoffs ins Feld führen zu dürfen, indem er sie durch Hemmung des Verbrauches der Leuchtsubstanz erklärt. Reichensperger (503, p. 319) betont, daß wohl nur ein Ueberschuß verbrauchter Substanz als sekundäre Folge des Leuchtvorganges nach außen abgegeben wird, daß das Leuchten selbst aber auf chemischen Umsetzungen im Innern der Drüsen beruht; wenn Sekret in größeren Mengen während des Leuchtvorganges selbst abgeschieden würde, so müßte es sich auch auf Schnitten häufiger nachweisen lassen. Der eigentliche Leuchtvorgang spielt sich ganz intraglandulär ab, doch sind Ausführgänge noch vorhanden. Trojan (602, p. 351) kommt, besonders im Gegensatz zu Sterzinger (568), die von einem leuchtenden und einem nicht leuchtenden Schleim an den Füßchen von *Amphiura squamata* spricht, zu dem Schlusse, daß die Lumineszenz der Schlangensterne eine rein intracelluläre ist. Mit dem Leuchten setzt nach seiner Anschauung dann die Exkretion nach außen ein (603, p. 907), die er ziemlich reichlich bei jenen keulenförmigen Ausläufern beobachtete, „die nicht die Oberfläche des Tieres erreichten“ (905), eine Auffassung, die also im wesentlichen mit der von Reichersperger geäußerten übereinstimmt.

VII. Mollusken.

1. Lamellibranchier (Acephalen, Muscheln).

Die Lichtproduktion der Bohrmuschel *Pholas dactylus* wird schon von Plinius (482, 483) beschrieben. Erst Réaumur (500) verdanken

wir aber weitere Angaben über die Abscheidung einer auch nach dem Trocknen bei Anfeuchtung wieder leuchtfähigen Substanz, und fast gleichzeitig erwähnen Beccari (31), Monti und Galeati neben anderen Bobachtungen das Leuchten der Pholaden in Milch (173, p. 423).

Mit der Frage nach dem Sitz der Lichtproduktion und besonderer Leuchtorgane hat sich wieder besonders Panceri (453, 456) beschäftigt. Er fand an dem im Golf von Baja reichlich aufgefundenen Materiale, daß sich die Lumineszenz bei *Pholas* nach Abwaschen des den ganzen Körper umgebenden und sich als leuchtende Wolken im Wasser verbreitenden Sekretes auf 5 Stellen beschränkt (s. Fig. 37), nämlich auf eine Falte am oberen Mantelrande, zwei dreieckige Flecken am Eingange des vorderen Sipho und zwei demselben parallele Längsstreifen. Bis zu den letzteren wie zu den als dreieckige Organe bezeichneten, durch Furchen in 5—12 Lappen geteilten Differenzierungen konnte er feine Nerven verfolgen. Die Organe erwiesen sich als bindegewebige Verdickungen mit einem besonderen, weißen, doch auch bewimperten Epithelüberzug, dessen Zellen wieder die von Panceri immer bei leuchtenden Tieren gefundenen Fetttröpfchen enthielten, aus welchen die Leuchtsubstanz nach seiner Auffassung bestehen soll, die sich hier bei *Pholas* dem von der übrigen Körperoberfläche produzierten Schleim beimengt. Auch Panceri beobachtete die Leuchtfähigkeit des getrockneten und wiederbefeuchteten Leuchtsekretes, wie auch bis zu 10 Tagen das Leuchten der toten und bereits faulenden Tiere, und ferner untersuchte er den Einfluß von Wärme, Elektrizität, Sauerstoff, Kohlensäure, Temperatur und die spektralen Eigenschaften des produzierten Lichtes.

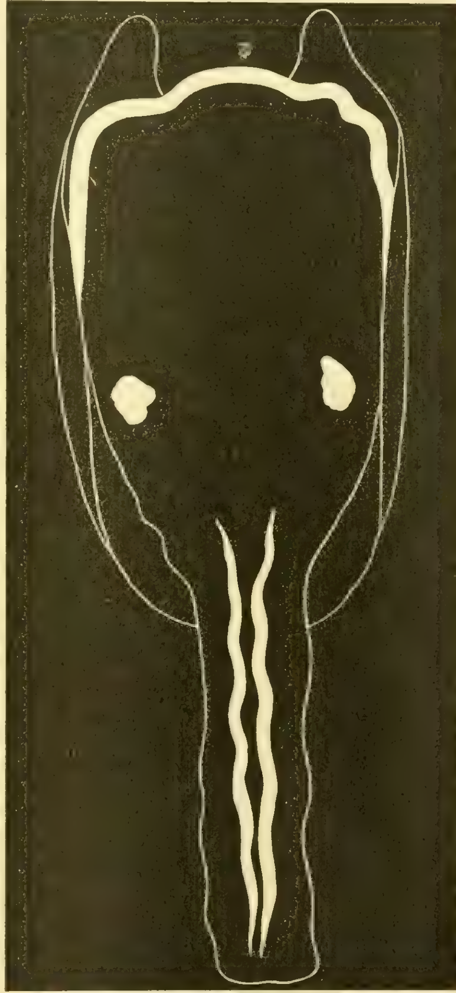


Fig. 37. Sitz des Leuchtens bei *Pholas dactylus*. (Nach Panceri.)

Zahlreiche Mitteilungen über seine Versuche mit dem Leucht-

sekrete von *Pholas dactylus* hat Raphael Dubois (s. Lit.-Verz.) veröffentlicht, der, was die Anzahl der Leuchtarbeiten betrifft, entschieden den Rekord hält, leider ohne daß ihnen in allen Fällen ein entsprechender qualitativer Wert zukäme. Dubois hat zu oft seine eigenen Beobachtungen und besonders deren Deutung widerrufen, so daß seine Versuche nur mit einer gewissen Vorsicht verwertbar und einer exakten Nachprüfung dringend bedürftig erscheinen. Immerhin soll ihm das Verdienst nicht abgesprochen werden, neue Ideen zur Theorie der Phosphoreszenz geäußert zu haben, die sich vielleicht noch als anregend erweisen könnten. Dubois stellte die Ansicht auf, daß das Aufleuchten der leuchtfähigen Substanz der Bohrmuschel durch die Einwirkung eines oxydasenartigen Fermentes erfolge, dessen Produktion er anfangs einem mit *Pholas* in Symbiose lebenden „*Bacterium pholas*", später einer von *Pholas* selbst erzeugten „Luciferase" zuschrieb. Neuerdings (168) gelang es ihm indessen, auch ohne dieses Ferment auszukommen und die Luciferase durch Kaliumpermanganat zu ersetzen. Dubois erhielt durch Extraktion des Sipho von *Pholas dactylus* 2 Auszüge A und B, die allein bei Zusatz von Kaliumpermanganat ebensowenig leuchteten wie ein dritter Auszug Z. Dagegen gaben A + Z oder B + Z mit Kaliumpermanganat ein schönes Licht, nicht aber an der Luft allein. Durch Berührung von A oder B der „Proluciferine" entsteht also durch eine zymasenähnliche Wirkung von Z die leuchtfähige Substanz „Luciferine", welche Dubois den Propigmenten der Purpurschnecken vergleicht, die auch erst durch Einwirkung einer Purpurase auf Purpurine entstehen sollen. Wie ich bereits an anderer Stelle bemerkte (385), scheinen mir diese Versuche noch der Bestätigung bedürftig, doch auch besonders geeignet und aussichtsvoll als Ausgangspunkt erneuter physiologisch-chemischer Untersuchungen, zumal man sich, wie Molisch (410) angibt, ziemlich viel von dem leuchtenden Sekret der Bohrmuschel verschaffen kann, wenn man sie, ohne den Sipho zu berühren, rasch aus dem Wasser herausnimmt und die von dem Tiere aus der Oeffnung des Sipho alsbald herausgespritzte Leuchtsubstanz auffängt. Uebrigens wies Molisch noch besonders nach, daß es zwar mitunter gelingt, aus dem Leuchtsekret von *Pholas*, wie bekanntlich von den meisten Seetieren, Leuchtbakterien zu züchten, daß die Lumineszenz von *Pholas* indessen sicher auf eigener Lichtproduktion beruht.

2. Gastropoden (Cephalophoren, Schnecken).

Bei den Schnecken werden leuchtende Arten aus den Ordnungen der Opistobranchier, Heteropoden, Pteropoden und Pulmonaten genannt. Zu ersteren gehört *Phyllirrhoë bucephalum* Lesr., eine pelagisch lebende, ganz durchsichtige Nacktschnecke des Mittelmeeres, deren Leuchtvermögen Panceri entdeckt hat und der er eine besondere Abhandlung widmet (452, 456). Die mikroskopische Beobachtung bei gleichzeitiger Reizung mit Ammoniak, das sich bei diesem Objekt als das beste Leuchtstimulans erwies, ließ ihn erkennen, daß die Lichtproduktion von unzähligen, am ganzen Körper und den Tentakeln verteilten Punkten ausgeht (s. Fig. 38), welche angeblich den an den Nervenverzweigungen gelegenen Müllerschen Zellen wie überhaupt den peripheren und auch den zentralen Ganglienzellen entsprechen.

Durch elektrische Reizung ließ sich merkwürdigerweise bei *Phyllirrhoë* keine Lumineszenz hervorrufen, wohl aber durch verschiedene chemische Substanzen, und auch nach dem Zerquetschen oder Trocknen trat bei Einwirkung von Süßwasser wieder das Leuchten auf. Die der keines-

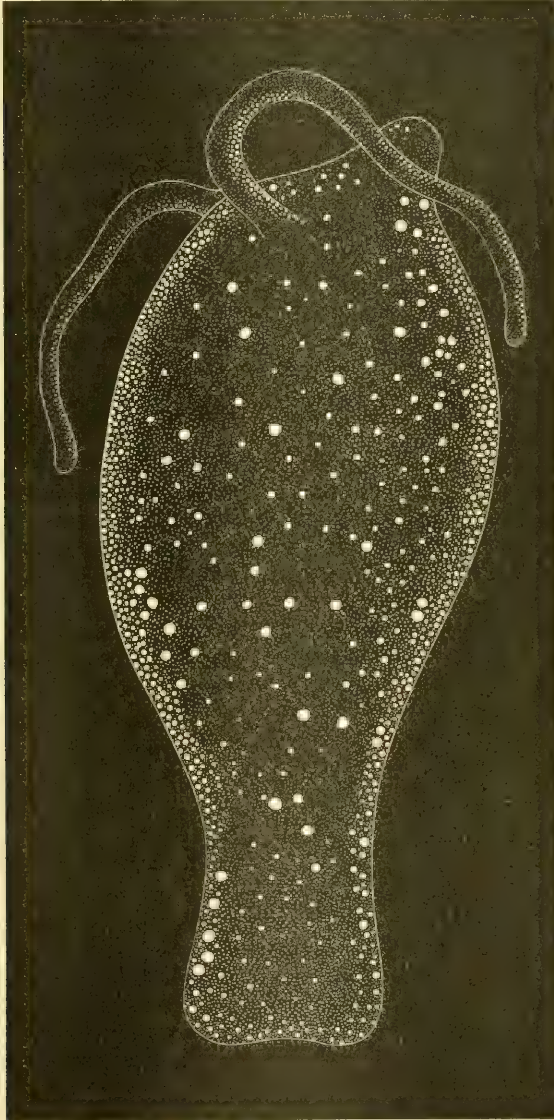


Fig. 38. Leuchtende *Phyllirrhoë bucephala.* (Nach Panceri.)

wegs sehr überzeugenden Darstellung angefügte Schlußfolgerung Panceris, daß die Leuchtsubstanz bei *Phyllirrhoë* ein den Nervenelementen verbundener Stoff sei, hat sich durch die Untersuchung von Claus (104), der auch hier Drüsenzellen als Sitz der Licht-

produktion erklärte, bereits als irrtümlich herausgestellt. Damit verliert auch die Uebereinstimmung der Ganglienzellen von *Phyllirrhoë* mit den Tracheenendzellen von *Lampyris* und mit den Langerhansschen Körperchen der Menschenhaut, die nach Eimer (179 u. 180) bestehen sollte, ihr weiteres Interesse.

Als leuchtende Heteropoden finden sich nur Pterotracheaceen erwähnt, deren bläuliches Licht Keferstein bei den geringsten Reizen vom *Nucleus* ausstrahlen sah (300, s. 550, p. 983). Seither wurden sie jedoch kaum unter den leuchtenden Tieren genannt; von Litoralformen ist jedenfalls die Fähigkeit niemals bekannt geworden, so wenig wie von abyssischen, bei denen man sie zunächst erwarten sollte (Simroth 550).

Auch auf die Angaben von Giglioli über Pteropoden, von denen er *Cleodora* (*cuspidata*), *Hyalea*, *Styliola*, *Criseis* (*Creseis conica*) leuchten sah (s. 119, p. 43; 173, p. 110), wird man sich ohne neue Beobachtungen nicht verlassen dürfen. Das Leuchten von *Helix noctiluca* hat sich nicht bestätigen lassen (90, p. 43). G. de Kerville (305) nennt auch noch *Aeolis*. Nach Vayssière leuchtet gelegentlich *Glaucus*, nach Lowe auch *Placomopherus*, nach Grube *Thetys* (s. 569).

3. Cephalopoden, Tintenfische.

Die Lichtproduktion wurde beobachtet bei: *Histioteuthis Bonelliana*, *Histioteuthis Rüppelii*; *Pterygioteuthis margaritifera* (= *Enoploteuthis margaritifera* Rüppell); *Heterotheuthis dispar*; *Sepiola rondeletii*; *Thaumatolampas diadema*.

Die gleichen oder ähnliche Leuchtorgane wie bei diesen Arten werden beschrieben bei: *Lycoteuthis diadema*; *Calliteuthis*; *Bathyteuthis*; *Chiroteuthis Picteti*, *Chirotheutis Veranyi*; *Histiopsis*; *Albraliopsis*; *Abralia*; *Rossia macrostoma*.

Ferner soll auch *Cranchia scabra* Leach Leuchtvermögen besitzen (305). Gigliolis Angabe über das Leuchten eines *Loligo* (s. 305) entbehrt wohl der Begründung, und auch bei dem Tintenfisch (*Octopus*), den Darwin (114, p. 5) in der Kabine hielt, braucht es sich nicht um eine selbständige Lichtproduktion gehandelt zu haben.

Eine selbständige Lumineszenz kommt nur bei einer Anzahl dibranchiater Cephalopoden (s. Chun, 99, p. 68) vor; doch fehlt sie auch hier den Oktopoden (vgl. 173, p. 427, 436) und unter den Dekapoden den Myopsiden und einigen Familien der Oigopsiden. Von letzteren besitzen Leuchtorgane die Enoploteuthiden, Histioteuthiden, Chiroteuthiden, Cranchiaden, und dazu kommen noch die Bathyteuthiden und Thaumatolampas. Der erste sichere Nachweis eines leuchtenden Cephalopoden stammt von Verany (612) 1834 (*Histioteuthis Bonelliana* und *Rüppelii*). Dann wurden erst wieder auf der Valdiviaexpedition lebende Tintenfische leuchtend beobachtet (*Thaumatolampas*). Später beobachteten Lo Bianco in Messina und ebenso W. Th. Meyer (400) auch die vitale Lichtproduktion bei *Heteroteuthis dispar*, W. Marchand bei *Sepiola*. Für die anderen oben aufgezählten Arten kann die Leuchtfähigkeit nur auf Grund ihres Besitzes der gleichen Leuchtorgane als sicher angenommen werden.

Ueber den feineren Bau der Leuchtorgane der Cephalopoden sind wir außer durch Joubin (292, 293) und Hoyle (277) besonders durch Chun (99, 100) und W. Th. Meyer (400, 401) unterrichtet.

CHUN unterscheidet 4 Kategorien von Leuchtorganen bei Cephalopoden. 1) Die Hautorgane finden sich in verschiedener, meist symmetrischer Verteilung auf der Haut des Mantels und der Arme. 2) Die Augenorgane fehlen bei *Histioteuthis* und bei *Bathyteuthis*, kommen aber sonst, meist beiderseits in der Fünfzahl, auf der Ventralfläche des Augenbulbus vor, bei *Enoploteuthis*, *Pterygioteuthis margaritifera* sind es je 9 (Fig. 39), bei *Chiroteuthis* bis 24, in 3 Reihen angeordnet. Außer den 3) Tentakelorganen fanden sich dann noch bei *Chiroteuthis* und besonders bei *Thaumatolampas* die 4) Bauchorgane, darunter 2 Analorgane dicht hinter dem After und 2 Kiemenorgane an der Kiemenbasis, die übrigen Ventralorgane in unpaarer Anordnung.

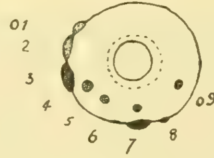


Fig. 39. Augenorgane von *Pterygioteuthis margaritifera*. (Nach HOYLE.)

Fig. 40 zeigt die Verteilung der Hautorgane bei *Histioteuthis Bonelliana* nach LANG (329), Fig. 41 bei *Lycoteuthis diadema* nach CHUN, Fig. 42 einen Längsschnitt durch ein Leuchtorgan von *Calliteuthis* nach CHUN, der die Zusammensetzung des augenähnlichen Apparates erkennen läßt. Der eigentliche Leuchtkörper ist durchaus nicht einheitlich gebildet. Bei *Thaumatolampas* besteht er aus polyedrischen stark lichtbrechenden Zellen mit homogenem Inhalt, in dem bisweilen hellere Vakuolen auftreten, bei *Chiroteuthis* aus wenigen, großen, teilweise verschmolzenen Zellen, bei *Pterygioteuthis* aus feinkörniger plasmatischer Substanz ohne deutliche Zellgrenzen, wieder bei anderen, z. B. *Calliteuthis*, aus faserigem Gewebe (s. Abb.). Selten bildet der Leuchtkörper den einzigen Inhalt des Leuchtorganes, wie z. B. am unteren Tentakelorgan von *Thaumatolampas*, es treten vielmehr gewöhnlich als Nebenapparate hinzu: 1) eine Pigmenthülle; 2) nach innen davon ein reflektierendes Tapetum mit irisierendem oder perlmutterartigem Glanze, aus polyedrischen Zellen mit stark lichtbrechenden Körnchen, oder auch aus faserigem,

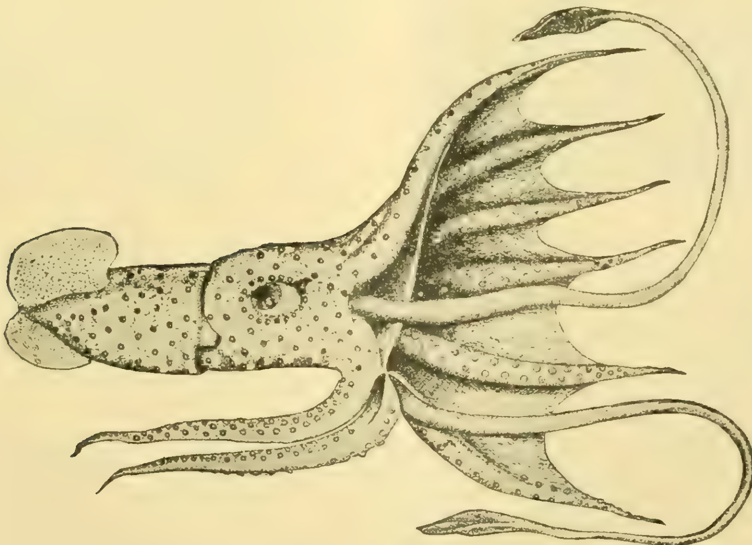


Fig. 40. Verteilung der Leuchtorgane bei *Histioteuthis Bonelliana*. (Nach LANG).

lamellösem Gewebe; 3) **Spindelzellen** mit unklarer Funktion; 4) kommt bei manchen Arten (*Abralia*, *Calliteuthis*) noch eine aus einem Maschenwerk kräftiger Balkenfasern bestehende **Linse** hinzu, und 5) noch ein aus feinen Fasern gebildeter, stets auf der dem Kopfe zugewendeten Partie des Organes befindlicher schwach parabolischer **Spiegel**.



Fig. 41.

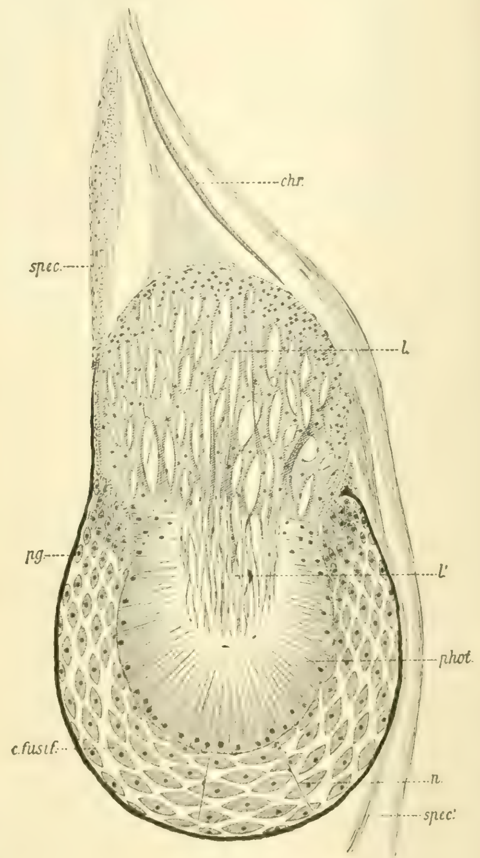


Fig. 42.

Fig. 41. Verteilung der Leuchtorgane bei *Lycoteuthis diadema*. Aufnahme nach dem Leben mit den glänzenden Leuchtorganen. (Nach Chun.)

Fig. 42. Längsschnitt durch ein Leuchtorgan von *Calliteuthis reversa*. Außenfläche rechts. *phot* Leuchtkörper, *l, l'* Linse, *c. fusif* Spindelzellen (Reflektor), *n* Nerv, *pg* Pigmenthülle, *spec.* Spiegel. (Nach Chun.)

Besonders bemerkenswert ist bei diesen Leuchtorganen der Reichtum an Blutgefäßen und Nerven. Innerhalb des Leuchtkörpers kann ein wahres Wundernetz von Kapillaren vorkommen, oder größere lakunäre Räume können Hinterfläche und Seitenwände des Organes umgeben (Fig. 43), und eine Innervierung ließ sich sich mit wenigen Ausnahmen nachweisen. Die Nervenfasern teilen sich vielfach nach

Eintritt in den Leuchtkörper in feine Aeste, deren Endigung sich freilich der Beobachtung entzieht.

Der verschiedene Bau der Hautorgane, ferner der linsenförmig abgeplatteten Augenorgane (Fig. 44), denen stets die Pigmenthülle, die Linse und die das Organ umgebenden lakunären Räume fehlen, wie endlich der der Bauchorgane, bedingt einen Dimorphismus bezw. einen Polymorphismus der Leuchtorgane, wie er sich sonst nirgends so hochgradig findet. Bei *Thaumatolampas* finden sich allein 22 nach 10 verschiedenen Konstruktionsprinzipien aufgebaute Leuchtorgane. Auf die Bedeutung dieser Mannigfaltigkeit wie auch anderer von CHUN bei Tintenschnecken beschriebener Differenzierungen für die Produktion verschiedener Lichtqualitäten werden wir bei der Farbe des tierischen Lichtes wieder zurückkommen.

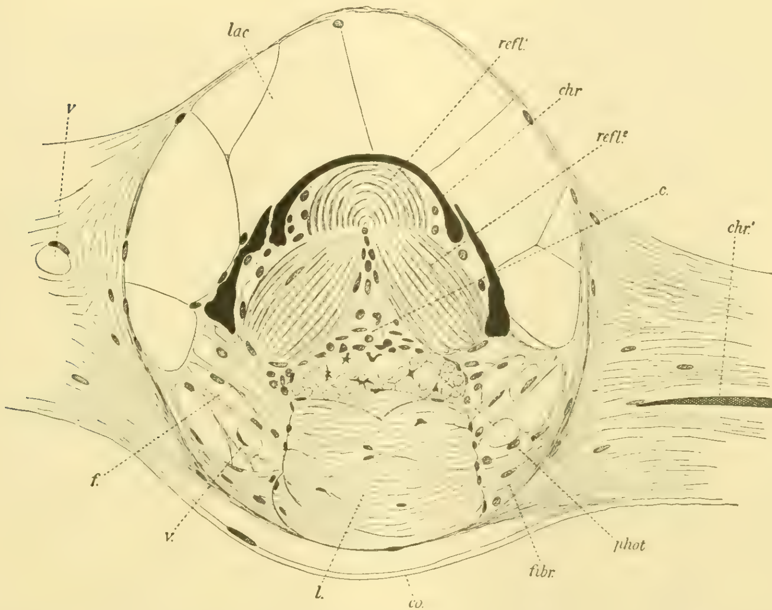


Fig. 43. Schnitt durch ein Hautorgan von *Abraliopsis*. *phot.* Leuchtkörper, *refl.* Reflektor, *l* Linse, *co.* äußerste Hautschicht (Cornea), *lac.* lakunäre Räume. (Nach CHUN.)

Nach diesen interessanten Untersuchungen von CHUN müßte die Lichtproduktion bei den Cephalopoden in ähnlicher Weise wie bei den Fischen allein im Innern dieser Leuchtorgane vor sich gehen, und wir hätten wohl auch hier wie dort die drüsige Natur des eigentlichen Leuchtkörpers der Organe anzunehmen, wenn auch CHUN nicht besonders von Drüsenzellen bei den Oigopsiden spricht. Nun verdanken wir aber W. TH. MEYER (400) die äußerst wichtige Mitteilung, daß *Heteroteuthis dispar*, wenn es nach Reizung durch Berührung durch das Wasser schoß, durch den Trichter ein leuchtendes Sekret ausspritzte, das in einzelnen Kugeln im Wasser schwebte, die durch die Strömungen zu leuchtenden Fäden ausgezogen wurden, ein Feuerwerk, das er mehrmals wiederholen konnte. Wir haben also bei den Cephalopoden zweifellos auch ein extracelluläres

Leuchten eines Leuchtsekretes zu verzeichnen. Nach MEYERS Untersuchung läßt sich am Leuchtorgane von *Heteroteuthis* ein teils sezernierender, teils Drüsenschläuche als Reservoir enthaltender Drüsenteil und zweitens ein optischer Teil unterscheiden, von dem die äußere Schicht aus Lamellen, die innere aus Fasernetzwerk zusammengesetzt ist, während die hintere eine Flitterschicht darstellt. Das ganze Leuchtorgan wird von dem hier rudimentären Tintenbeutel becherförmig umschlossen, der die Funktion der nach dem Körperinneren abschließenden Pigmentlage übernimmt.

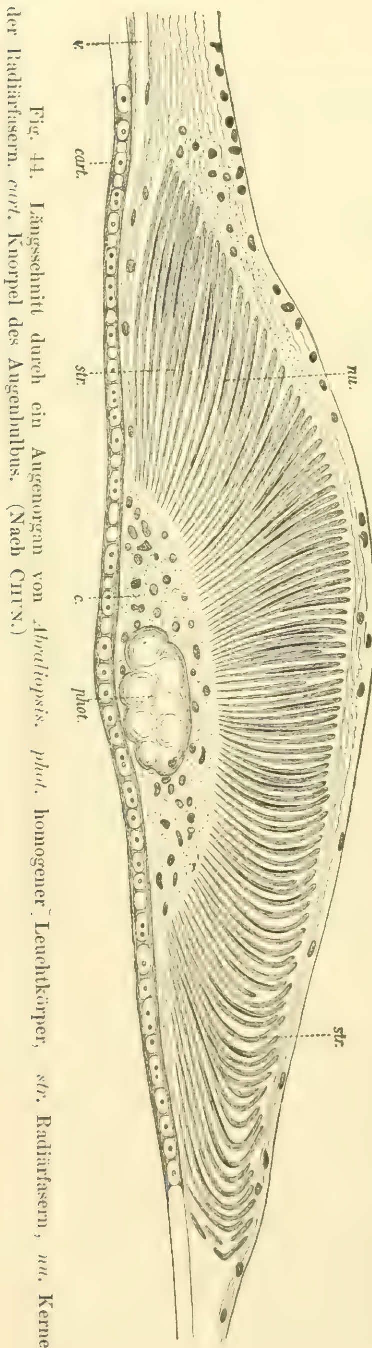


Fig. 44. Längsschnitt durch ein Augenorgan von *Abraliopsis*. *phot.* homogener Leuchtkörper, *str.* Radiärfasern, *nu.* Kerne der Radiärfasern. *cart.* Knorpel des Augenbulbus. (Nach CHUN.)

Auch die verwandten Formen *Sepiola* und *Rossia* besitzen beiderseits des Enddarmes ein paariges Leuchtorgan, das bei *Sepiola* am lebenden Tiere in irisierendem Glanze schillert und 3—5 Drüsenschläuche mit gemeinsamem Ausführgange aufweist. Besonders auffällig erscheint es, daß das Leuchtorgan bei *Sepiola rondeletii* nicht allen Exemplaren zukommt, sondern bei beiden Geschlechtern wie auch in verschiedenen Entwicklungsstadien dasein, aber auch fehlen kann, wobei es sich möglicherweise auch um zwei durch den Besitz des Organes oder sein Fehlen unterschiedene Varietäten handeln könnte.

VIII. Arthropoden.

1. Crustaceen.

Wie bei den Cnidarien so hat es auch bei den Crustaceen seine besonderen Schwierigkeiten, aus den zahlreichen älteren, zum Teil nur gelegentlichen Angaben das echte und bleibend verwertbare herauszufinden; denn einmal ist es oft nicht mehr möglich, die angeblich leuchtenden *Astacus, Cancer, Daphnia, Cyclops* der früheren Autoren mit Arten der modernen Systematik zu identifizieren, ferner fehlt in manchen Fällen die Angabe, ob das Tier lebend oder tot in leuchtendem Zustande beobachtet wurde, und selbst in ersterem

Falle erscheint es gerade bei den Crustaceen dann immer noch unsicher, ob es sich um selbständige Lichtproduktion handelte oder um eine Infektion mit marinen Leuchtbakterien. Wie wir bereits beim Leuchten der Bakterien besprachen, ließ sich eine solche nach GIARD und BILLET (218, 219) ja sowohl spontan beobachten — bei *Talitrus* — als auch bei *Talitrus*, *Orchestia*, *Hyale Nilssoni*, *Ligia oceanica*, *Philoscia muscorum*, *Porcellio scaber* und *Carcinus maenas* experimentell erzeugen. Schon QUATREFAGES macht übrigens darauf aufmerksam, daß die Seeflöhe (*Talitrus*) erst durch die Berührung mit leuchtendem Wasser lumineszieren (490, p. 256).

Manchmal werden auch sämtliche in einer leuchtenden Planktonprobe aufgefundenen Tierarten genannt, so daß es unentschieden bleibt, ob die dann vom Autor als leuchtend angesehenen Crustaceen oder die anderen Organismen, z. B. Ceratien, die eigentliche Ursache der Lichtproduktion bildeten.

Leuchtende Krebse erwähnt aus eigener Beobachtung zuerst ATHANASIUS KIRCHER 1640 (s. 173, p. 417); da sie indessen mit Fischen, Medusen und Austern zusammen genannt werden, so hat es sich vielleicht um tote, lichtfaule Tiere gehandelt.

Die von BANKS und SOLANDER 1768 in der Nähe des Aequators als Ursache heller Lichtfunken im Meere gefundenen kleinen krebsartigen Tierchen (173, p. 427), ebenso wie THOMPSONS (s. 173, p. 502) *Noctiluca Banksii* (BANKS' *Cancer fulgens*) scheinen nach CHUN (98, p. 196) Euphausiden gewesen zu sein, wie sie dann zunächst wieder von DANA 1852 als leuchtend erwähnt werden.

Auch DARWIN (114, p. 99) führt das Funkeln hellgrüner Punkte in den Wellen auf leuchtende Crustaceen zurück.

Als *Oniscus fulgens*, leuchtende Meerassel, wurde ein Leuchttierchen bezeichnet, das ANDERSON 1747 auf einer Reise nach Island, Grönland und der Davisstraße entdeckte (592, p. 172; 173, p. 424). In der Davisstraße will auch FABRICIUS 1780 (221, p. 648) ein Leuchtkrebschen zu Myriaden gefischt haben, das von ihm als *Cyclops brevicornis* angegeben wird, nach GIESBRECHT indessen vielleicht eine Metridiaart gewesen sein mag. Auch der von SLABBER 1771 bei Middelburg in Wassergräben gefundene *Oniscus lutosus* ist nach EHRENBERG (173, p. 429) wohl ein Copepode, eine Cyclopsart gewesen. Als *Oniscus fulgens* wurde auch von der arabischen Küste von HORSBURG ein Leuchttierchen beschrieben (375; 173, p. 450), das von THOMSON mit *Sapphirina indicator* (s. 173, p. 502) und von MEYER (ib. 521) auch mit *Carcinium opalinum Banks* identifiziert wird. Das von MEYER abgebildete *Carcinium* ist nach GIESBRECHT (221, p. 648) nun wieder mit Sicherheit die *Sapphirina angusta* DANA, und die Sapphirinen besitzen höchstwahrscheinlich überhaupt keine selbständige Lichtproduktion; vielmehr erkannte bereits MEYER (397), daß das Farbenspiel der Männchen hier auf Lichtreflexen beruhte, und entgegen den Ansichten von CLAUS und DAHL (111, s. 221, p. 648) konnte AMBRONN (8) den Glanz der Sapphirinen auf Interferenzfarben dünner Blättchen zurückführen. MEYER spricht aber außerdem noch von einem nächtlichen Leuchten der Sapphirinen in glänzend blaßgrünem Lichte, das von zwei gelblich gefärbten Organen des Rückens — Genitalorganen — ausging (s. 221, p. 649; 475, p. 298) und vom Nervensystem beeinflußt schien, doch hält GIESBRECHT diese Angaben für unzutreffend.

Als *Cancer macrurus rufescens* bezeichnen Thulis und Bernard (585, s. 173, p. 436) ein bei Trans im Flusse gefundenes Leuchtkrebschen, in dem Ehrenberg „den auch sonst in Flußmündungen und leuchtend beobachteten *Cancer Pulex*“ vermutet. Macartney (376, p. 8) bestreitet gegenüber den genannten Autoren und Hablitzl (246) das Leuchtvermögen dieses Tieres, das wohl mit dem *Gammarus pulex* identisch ist, welcher nach Viviani leuchten soll und nach Audouin (17) oft mit *G. locusta* verwechselt wird (173, p. 492), den Suriray in Havre leuchtend beobachtet haben soll. Von anderen leuchtenden Gammarusarten zählt Viviani (173, p. 463) aus dem Ligurischen Meere noch auf *G. caudisetus*, *longicornis*, *truncatus*, *circinnatus*, *heteroclitus*, *crassimanus* (der nach Ehrenberg nicht leuchtet), daneben nennt er auch *Cyclops exsiliens var. flarescens*. Von leuchtenden Cyclopiden bildet Tilesius (173, p. 476) *C. armatus* und *inermis* von Kamtschatka ab, und unter den 19 leuchtenden Crustaceen, die er im 4. Bande von Krusensterns Reise auf 2 Tafeln wiedergibt (173, p. 486), befinden sich auch noch:

C. rostratus und *Cyclopis pullus*, ferner aber *Acanthocephalus syringodes*, *Amblyrhynchotus glaucus*, *Anarthrus crystallinus*, *Astacus macrochirus*, *A. melanophthalmus*, *Crangon fasciatus*, *Erythrocephalus coecus*, *E. macrophthalmus*, *Larva histrio*, *Mantis platyura*, *Nauplius*, *Palaemon noctilucus*, *Penaeus adspersus*, *Phasmatocarcinus glaucus*, *P. discophthalmus*, *Prionorhynchotus apus*, *Symphysopus hirtus*, *Limulus noctilucus*, welch letzterer von ihm mit *Oniscus fulgens*, von Oken mit *Cyclops* s. *Talitrus*, s. *Corophium*, gleichgesetzt wird (173, p. 476). Ferner nennt Tilesius (592) noch *Penaeus*, *Crago*, *Squilla*, *Mysis*, *Phronime*, *Talitrus*, *Zoë*. Oken (443) nennt auch *Cancer fulgens* = *Palaemon* s. *Crangon*.

Als besonders zahlreich im hohen Meere werden die leuchtenden Entomostraken von W. Baird (21, s. 173, p. 510; 221, p. 649) bezeichnet, auch wird ein von Giesbrecht als *Corycaeus* erkannter Copepode abgebildet. Die übrigen Abbildungen sollen *Noctiluca Banksii*, *Cynthia*, *Palaemon noctilucus*, *Creseïs conica* Eschh. darstellen. *Cynthia* als ein *Mysis* verwandtes Leuchttier will Thomson (173, p. 502) zwischen Madeira und Barbados gefunden haben, der auch noch *Lucifer* als Leuchtkrebs des Atlantic und ferner *Podopsis* erwähnt. Ueber eine sehr stark leuchtende *Daphnia* berichtet Riche (510, s. 173, p. 438) aus Neuholland, Westwood nennt noch *Cyclops minutus* Müller = *Monoculus staphylinus* Jurine, Meyer nennt noch *Cythera*, *Lynceus*, *Argulus*, *Squilla* (s. 173, p. 520), Quatrefages (490) *Scyllarus*, und Della Valle (119) *Symphysopus hirtus*.

Hensen erklärt die bei *Thysanopoda tricuspidata* Mil. Edw. an Kopf und Hinterleib auftretenden kugeligen Bildungen für Leuchtorgane (269, s. 126, s. 10).

Die ersten Angaben über die Natur der Leuchtorgane der Krebstiere als besonderer Leuchtdrüsen scheinen von Lesson (s. 173, p. 564) herzurühren.

Die wenigen neueren Arbeiten über leuchtende Krebstiere beziehen sich nur auf Ostrakoden, Copepoden und Schizopoden.

a) Ostrakoden.

Nach G. W. Müller (421, p. 243) hat zuerst Godeheu de Riville (226) bei Malabar ungeheure Mengen von Ostrakoden als

Ursache himmelblauen Meerleuchtens beobachtet. Besonders in den japanischen Meeren finden sich lumineszierende Ostrakoden. MÜLLER nennt *Pyrocypris chierchiae*, *P. rivillii*, *P. mollis*, *Cypridina gibbosa*; DOFLEIN (129) fügt noch eine *Halocypris sp.* ? hinzu. Auch sah MÜLLER (422 p. 110) eine *Conchoecia Clausii* beim Uebertragen in Süßwasser sekundenlang schwach aufleuchten. KIERNIK (306) sah bei *Conchoecia* den vorderen Teil des Körpers auf chemischen Reiz hin aufblitzen. Die Ostrakoden besitzen die Fähigkeit, ein Leuchtsekret auszuspritzen (G. W. MÜLLER, 421 und 422, p. 108), welches das Wasser, in dem die Tiere gehalten waren, noch lange auf Schütteln leuchtfähig macht. Die Menge leuchtfähiger Materie war nach MÜLLERS Beobachtungen im Verhältnis zur Größe der Tiere enorm, so daß er bei Ostrakodenlicht nachts lesen konnte. In Alkohol blieb das grünliche Leuchten der Tiere etwa 15 Minuten lang bestehen, in Sublimat erfolgte nur Aufleuchten und dann Verlöschen. MÜLLER hielt es für das wahrscheinlichste und hielt diese Ansicht auch CLAUS gegenüber fest, daß die Oberlippe mit ihren 3 Gruppen von Drüsen, deren Ausführgänge in einen Hohlraum münden, als Leuchtorgan dient (Fig. 45); auch äußert er die Hypothese, daß in der Oberlippe zwei verschiedene Sekrete gebildet werden, die nach gesonderter Entleerung im Medium der Umgebung durch gegenseitige Beeinflussung das Licht produzieren, das jedoch auch schon im Innern des Körpers entstehen kann. Nach CHIERCHIA manifestiert sich die Gegenwart einer neu bereiteten Portion von Leuchtsekret durch einen leuchtenden Punkt (422, p. 108).



Fig. 45. Oberlippe (Leuchtorgan) von *Pyrocypris chierchiae*, von der Seite gesehen. (Nach G. W. MÜLLER.)

DOFLEIN (129) beschreibt genau das Leuchtorgan seiner auf einer ostasiatischen Reise beobachteten *Halocypris*. Hier liegt die Maxillardrüse (MÜLLERS Oberlippendrüse) im Hintergrunde eines häutigen Sackes, dessen vorderer Teil als Reservoir des Leuchtsekretes dient, das durch Muskelwirkung aus mehreren, auf zitzenförmigen Papillen befindlichen Oeffnungen herausgepreßt wird (Fig. 46). Das hervorgespritzte Sekret leuchtet im Meerwasser sofort in lebhaft blauem Lichte auf, macht zunächst das ganze Tier leuchtend und hinterläßt dann eine lange nachleuchtende Spur, die auch Ruder und Hände auf Minuten leuchtend macht.

Das Leuchten pelagischer Ostrakoden wird auch von TH. MORTENSEN vom Indischen Ozean her berichtet, und ferner konnte HANSEN (252) in der Davisstraße große Ostrakoden beobachten, bei denen sich ein vom Kopfe her kommendes Leuchtsekret über den Panzer ergoß und besonders die Bauchseite erleuchtete.

Wahrscheinlich ist auch bei dem großen Ostrakoden *Gigantocypris agassizi* das von CHUN entdeckte Reflektororgan der Sitz selbständiger Lichtproduktion (569, p. 310).

Daß das glänzendste Licht seinen Sitz im Kopfe hat, fand auch TILESIUS (605) bei einem Crustaceen, den er *Erythrocephalus macrophthalmus* nennt.

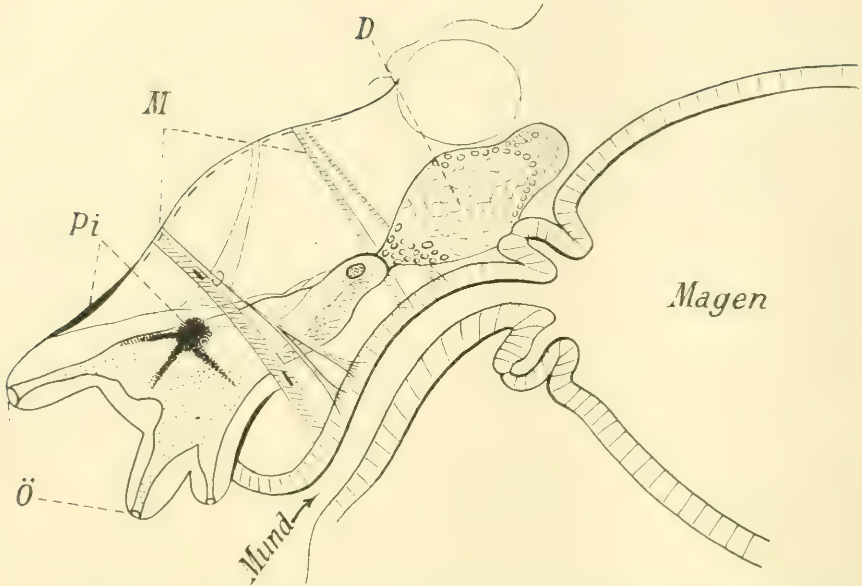


Fig. 46. Leuchtorgan eines marinen Ostrakoden (*Halocypris*). *D* Drüse, *M* Muskeln, *Ö* zitzenförmige Spritzöffnungen, *Pi* Pigment. (Nach Doflein.)

b) Copepoden.

Ueber das Leuchten der pelagischen Copepoden besitzen wir vor allem eine Arbeit von Giesbrecht (221), die zu den besten der ganzen Leuchtliteratur zählt und uns wegen der darin enthaltenen allgemeinen Betrachtungen über die Lichtproduktion der Tiere noch eingehend beschäftigen wird.

Die ersten sicheren Beobachtungen beziehen sich auf arktische Copepoden des *Genus Metridia*. Boeck (1864, s. 221, p. 650) kannte von der Norwegischen Küste *Metridia lucens* (wahrscheinlich *Metridia hibernica* Bdy. u. Rob.) und *M. armata* (= *longa* Lubb.), die bei Berührung stark blau aufleuchten. Auch Buchholtz' *Diaptomus castor* war vielleicht *Metridia longa*. *Metridia armata* wurde auf einer Expedition nach Spitzbergen an der Mosselbay im Dezember und Januar teils im Wasser, teils im Schnee in großen Mengen leuchtend beobachtet (Lilljeborg, 1875, s. 221).

Als zweites *Genus* leuchtender Copepoden fand Dahl (111, 112) *Pleuromma*, dessen einseitigen Pigmentknopf er irrtümlicherweise (s. 221, p. 690) für das Leuchtorgan hielt. *Metridia longa* wurde auch von Vanhöffen (610) auf einer Grönlandreise stark leuchtend beobachtet. Eingehende Aufklärung über die Leuchtorgane und die Entstehung des Lichtes bei den Copepoden verdanken wir erst Giesbrecht, der bei seinen langjährigen Studien am Golf von Neapel als leuchtende Formen die Centropagiden *Pleuromma abdominale* Lubb., *P. gracile* Claus, *Leuckartia flavicornis* Claus, *Heterochaeta papilligera* Claus, und von Oncaeiden *Oncaea conifera* Giesbr. entdeckte, während sich bei *Oncea venusta, mediterranea, media, Calanus, Eucalanus, Paracalanus, Clausocalanus, Aëtidius, Euchaeta, Temora*,

Isias, Centropages, Hemicalanus, Candace, Labidocera, Acartia, Oithona, Euterpe, Thaumaleus, Copilia, Sapphirina, Corycaeus keine Leuchtfähigkeit nachweisen ließ. Auch *Pontella* nennt GIESBRECHT hier unter den nicht leuchtenden Copepoden. BUCHHOLZ hatte deren Leuchten ausdrücklich angegeben (447, p. 84), und auch APSTEIN (11, p. 22 u. 10) scheint sie für leuchtfähig zu halten. GIESBRECHT betont, daß sich die Reihe leuchtender Copepoden wohl vergrößern würde, wenn die Sammler, die die Leuchttierchen oft nicht sofort auslesen und bestimmen können, stets den ganzen Fang gut an der Luft trocknen und dann luftdicht verschlossen aufbewahren würden, um dann die einzelnen Tiere auf ihre Leuchtfähigkeit beim Wiederanfeuchten mit Wasser zu untersuchen.

Durch Reizversuche mit NH_3 und anderen Mitteln konnte KIERNIK (306) auch lebende Exemplare von *Chiridius obtusifrons* und *Euchaeta* zum Leuchten bringen.

Aus GIESBRECHTS vorbildlich exakten Untersuchungen geht hervor, daß sich die Lichtproduktion der Copepoden in einem von gewissen Hautdrüsen gelieferten Sekrete abspielt, sobald dieses bei der Entleerung mit dem umgebenden Wasser in Berührung kommt. Bei den Centropagiden zeichnen sich diese Leuchtdrüsen durch ihre grüngelbe Färbung vor den übrigen farblosen Hautdrüsen aus (s. 220 Taf. 5, Fig. 4, 7, 8). Die Lage und Zahl dieser Leuchtdrüsen erwies sich bei den einzelnen Arten konstant und für die Species charakteristisch.

Pleuromma abdominale (Fig. 47) besitzt 18 Leuchtdrüsen, davon 3 in der Stirn, andere paarweise jederseits am zweiten Thoraxringe, im Analsegment und der Furca, eine jederseits im Kopfe und eine einzelne im ersten Thoraxringe. Die Größe der birnförmigen Drüsen variiert je nach der Füllung. Bei einigen der Drüsenpaare liegen die Oeffnungen eng beieinander. Männchen und Weibchen zeigen die gleiche Zahl und Verteilung der Leuchtdrüsen, die auch sämtlichen Copepodiden der Species zukommen. Auch 2 Metanaupliusstadien, die GIESBRECHT einmal in großer Menge leuchtend fand, gehörten offenbar zu derselben Art.

Pleuromma gracile hat in etwas anderer Verteilung (221, p. 658) 17 Leuchtdrüsen, *Leuckartia flavicornis* weist nur 10 auf, deren Lage bei Männchen, Weibchen und 5. Copepodidstadium übereinstimmt. Die von *Heterochaeta* sind zum Unterschiede von den bisher genannten Arten blasser gefärbt und sämtlich Zwillingsdrüsen, je 2 getrennte Drüsen mit gemeinsamer Mündung. Von den mindestens 36 Zwillingsleuchtdrüsen gehören 12 dem Rumpfe an.

Bei *Metridia* schließt GIESBRECHT auf eine ähnliche Verteilung der Leuchtdrüsen. Bei *Oncaea conifera* dagegen sind sämtliche Hautdrüsen des Vorderkörpers und Abdomens Leuchtdrüsen, und nur die der Gliedmaßen nicht; auch sind sie relativ viel größer als bei den Centropagiden und von unregelmäßiger Form, und der Inhalt besteht hier nicht, wie bei den Centropagiden, aus klaren Tröpfchen, sondern aus einer leicht trüben, feinkörnigen Masse. Das Weibchen hat im ganzen kaum unter 70 Leuchtdrüsen, das Männchen dagegen weniger, bei der nicht leuchtenden *O. mediterranea* fanden sich gar keine derartigen Hautdrüsen.

Die sorgfältigen Untersuchungen GIESBRECHTS über den Einfluß verschiedener Reize auf die Entleerung des leuchtfähigen Sekretes wie über die das Leuchten desselben hervorrufenden Bedingungen werden uns ebenso wie seine Ansicht über die biologische Bedeutung noch an anderer Stelle eingehend beschäftigen.

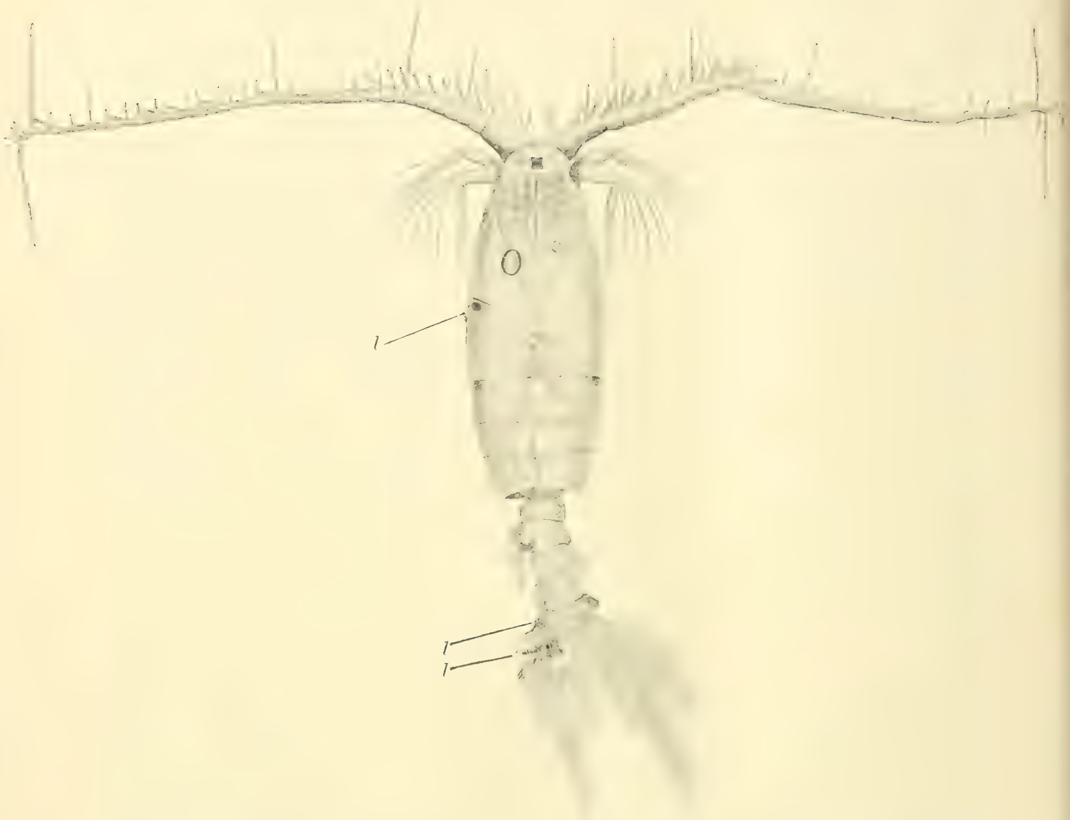


Fig. 47. *Pleuromma abdominale* Lubb. ♂. *l* Leuchtdrüsen. (Nach Giesbrecht.)

c) Schizopoden (Euphausien, Lophogastriden).

Eine außerordentlich viel kompliziertere Struktur als bei den Copepoden zeigen die Leuchtorgane der Euphausiden. Claus, der sie genau untersuchte (103), hielt sie wegen ihres augenähnlichen Baues für accessorische Augen, und erst die Challengerexpedition führte Murray (431) und Sars (522) zu der richtigen Erkenntnis, auch gab sie Gelegenheit, das Leuchten verschiedener Arten der Gattungen *Euphausia* Dana, *Thysanopoda* M. Edw., *Nyctiphanes* Sars, *Thysanoëssa* Brandt, *Nematoscelis* Sars, wie auch *Stylocheiron longicorne* Sars zu beobachten. Wie schon oben bemerkt, sind nach der Ansicht von Chun (98, p. 196; 97, p. 546) auch schon die von Thompson beschriebenen Leuchtkrebschen Euphausien gewesen. Kiernik (306) sah auch bei *Boreophausia inermis* an 11 Stellen der Haut eine Lichtproduktion. Chun, dem wir die wichtigsten Untersuchungen über die Leuchtorgane der Euphausien verdanken, erbeutete im Mittelmeer und im Atlantischen Ocean noch die leuchtenden *Stylocheiron mastigophorum* und *St. chelifer* (96, 97, p. 546), die übrigens den anderen Arten gegenüber eine geringere Anzahl von Leuchtorganen (nur 3 statt 8), dafür aber eine mächtigere Ausbildung ihres Spürapparates besitzen, ferner beschreibt er die Leuchtorgane von *Nematoscelis rostrata*, *Euphausia gracilis* und *pellucida*.

Während bei den genannten Arten das Leuchten nur im Innern der Leuchtorgane erfolgt, eine Sekretion nach außen indessen ausgeschlossen erscheint (98, p. 209), sondert ein anderer Spaltfußkrebs, *Gnathophausia*, der zu den Lophogastriden gehört, wie ebenfalls CHUN beobachtete (100, p. 569), nach Art der Ostrakoden aus seiner Leuchtdrüse, einer pigmentierten Auftreibung an der Basis des zweiten Maxillenpaares, in langen Fäden ein Sekret ab, das stark zu leuchten vermag. Wir geben in der Fig. 48 die Abbildung eines Leuchtorganes von *Gn. calcarata* nach ILLIG (284), welche die Drüsenschläuche und das Sekretreservoir erkennen läßt, wie auch die Muskelzüge, durch deren Wirkung wohl das Ausspritzen stattfindet.



Fig. 48. Längsschnitt durch ein Leuchtorgan von *Gnathophausia calcarata* G. O. SARS. *sk* Leuchtsekret, *d* Drüsenschläuche, *e* Mündung derselben in ein Reservoir, *a* Mündung nach außen, *m* Muskeln. (Nach ILLIG.)

Bevor wir näher auf den Bau der auch als Photosphärien bezeichneten Leuchtorgane eingehen, seien als leuchtende Euphausien hier noch *Nyctiphanes Norvegica* (VALLENTIN und CUNNINGHAM, 608) (Fig. 49), wie auch *N. conchii* und *Euphausia splendens* (TROJAN, 601) genannt.

Die bei Männchen und Weibchen gleichgestalteten Leuchtorgane teilt CHUN (97, 98) nach ihrer Lokalisation in diejenigen der Stielaugen und die thorakalen und abdominalen Leuchtorgane ein. Die Leuchtorgane der Stielaugen (s. Fig. 50) zeigen die einfachere Struktur. An der hinteren Außenseite des Facettenauges liegt zwischen Augenstiel und der die äußersten Facetten abgrenzenden Pigmentschicht je ein solches Organ, dessen äußerste Schicht ein zinnoberroter Pigmentmantel bildet (pg). Das sehr empfindliche Pigment blaßt auch beim lebenden Tiere bei Ermattung leicht ab. Die Innenfläche des Pigmentmantels wird von einem mächtigen parabolisch gekrümmten, aus feinen Lamellen bestehenden Reflektor (rfl) überzogen, dessen beide getrennte Schalenhälften am Pole des Organes einem Leuchtnerven (n) den Eintritt gestatten. Dieser Nerv entspringt aus einem oberhalb des Leuchtorganes gelegenen Ganglion, seine Verzweigungen entziehen sich der weiteren Beobachtung bei ihrem Eintritt in den Streifenkörper (str) (von anderen als

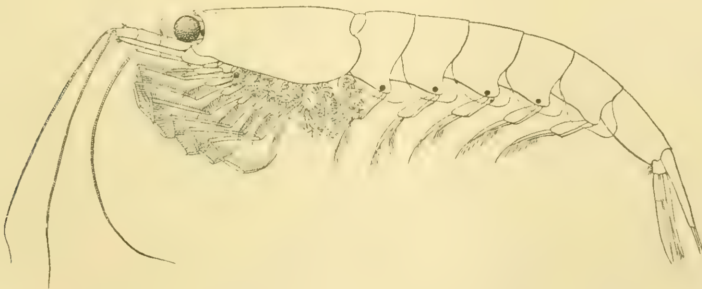


Fig. 49. *Nyctiphanes norvegica.* Die schwarzen Punkte entsprechen den Leuchtorganen. (Aus WATASÉ.)

Stäbchenbündel bezeichnet), ein Gebilde, das aus einem System radiärer Lamellen besteht, die in der Mitte nicht zusammenstoßen, vielmehr einen von zylindrisch gestreckten Zellen (Fig. 50) erfüllten Raum frei lassen. Am ansehnlichsten ist der Streifenkörper bei *Euphausia* entwickelt, wo er den Innenraum des Organes nahezu ausfüllt.

Die Seitenteile des Organes werden von einem Systeme konzentrisch geschichteter bandförmiger Lamellen gebildet (l), zwischen die sich ihre Matrixzellen (m) mit ihren langgestreckten Kernen drängen. Den Innenraum zwischen Reflektor und Lamellen einerseits und dem Streifenkörper andererseits erfüllt ein Zellkörper (c) aus polyedrischen Zellen mit kugeligen Kernen. Ihre Form wie auch die Feinheit der Körnelung ihres plasmatischen Inhaltes wechselt an den verschiedenen Stellen des Organes. In den inneren Zellkörper erfolgt bei allen untersuchten Formen eine kapillare Gefäßverästelung, die von einem das ganze Organ umgebenden Blutsinus (sin) ausgeht.

Die thorakalen und abdominalen Leuchtorgane zeichnen sich besonders durch den Besitz einer bikonvexen Linse aus (Fig. 51), die von großen

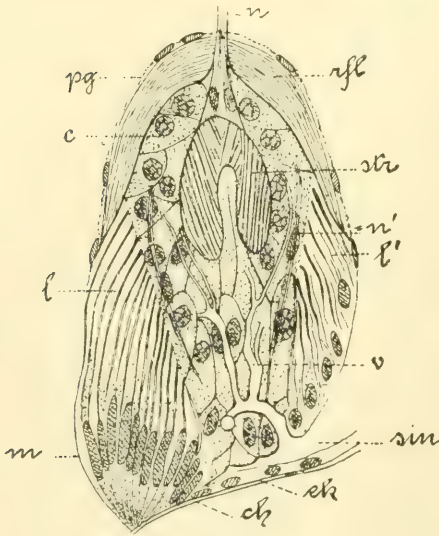


Fig. 50.

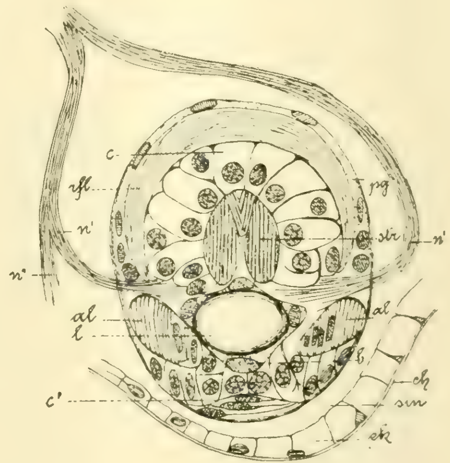


Fig. 51.

Fig. 50. Leuchtorgan des Stielauges von *Nematoscelis rostrata*. Längsschnitt. *pg* Pigment, *rfl* Reflektor, *n* Nerv, *str* Streifenkörper, *l* und l^1 Lamellen, *c* Zellkörper, *m* Matrixzellen der Lamellen, *n'* Nerven? *sin* Blutsinus, *ch* Chitinskelett. (Nach Chun.)

Fig. 51. Thorakales Leuchtorgan von *Nematoscelis rostrata*. Längsschnitt. *l* Linse, *n*, *n'*, *n"* Nerven, *al* Lamellenring, Bezeichnung sonst wie in Fig. 50. (Nach Chun).

Zellen (b) abgeschieden wird, ferner ist der Reflektor nicht in zwei Hälften geteilt, und der Nerv gabelt sich in zwei Aeste, die das Organ bogenförmig umspannen und zwischen der Mündung des Reflektors und dem Lamellenring (al.) in den Zellkörper eintreten. Der Streifenkörper und der hochrote Pigmentmantel sind auch hier vorhanden. Die von derjenigen der Stielaugen abweichende Innervation der thorakalen und abdominalen Leuchtorgane erklärt Chun durch die ausgiebigere Bewegungsfähigkeit der letzteren, welcher die Innervation vornehmlich dient. Sämtliche Leuchtorgane sind nämlich drehbar, durch die Wirkung zahlreicher quergestreifter

Muskelfasern, die bei den Stielaugen vom Stielmuskel des Auges abzweigen. CHUN hat diese Muskelfasern bei *Euphausia* nachweisen können, bei jungen *Euphausia gracilis* gelang es ihm auch die Drehungen im Leben zu beobachten, die übrigens durch den umgebenden Blutsinus erleichtert werden. Auch DOFLEIN (129) konnte an lebenden Euphausien beobachten, wie der Lichtaustritt durch Abdrehen des Leuchtorganes verhindert wurde. Bei *Nematoscelis* und *Stylocheiron*, wo CHUN keine derartigen Muskelfasern auffinden konnte, scheint die freiere Beweglichkeit des Stielauges einen Ersatz für die mangelnde Eigenbewegung der Leuchtorgane zu bieten. Die abdominalen Leuchtorgane sind durchweg, und zwar in der Richtung der Medianlinie, durch Muskeln drehbar.

Wenn wir nun fragen, in welchem Teile dieser komplizierten Gebilde die eigentliche Lichtproduktion stattfindet, so liegt es nahe, indem wir den Pigmentmantel wie Reflektor und Linse und auch die seitlichen Lamellensysteme als accessorische Einrichtungen auffassen, nach Analogie mit den Leuchtdrüsen der Ostrakoden, Copepoden und *Gnathophausia* wie der übrigen Leuchttiere und besonders mit den gleichfalls augenähnlichen Leuchtorganen der Knochenfische auch hier uns nach Drüsenzellen umzusehen. Als solche können offenbar jene zwischen Streifenkörper und Reflektor gelegenen Zellen angesehen werden, deren oben erwähnte Verschiedenheit hinsichtlich ihres gröber oder feiner granulierten Protoplasmainhaltes vielleicht auf verschiedene Sekretionsstadien zurückgeführt werden könnte. Im Gegensatze zu dem Streifenkörper wollen wir sie als den Drüsenkörper zusammenfassend benennen. Es scheint nun, daß der Drüsenkörper selbst nicht zu leuchten vermag. Nach der Entdeckung von SARS (s. 97, p. 549) wird das Licht von dem Stäbchenbündel ausgestrahlt, das CHUN auch als Streifenkörper oder Leuchtkörper bezeichnet wissen will. Mir scheint es noch nicht mit genügender Sicherheit erwiesen, ob in die letztgenannte Bezeichnung nicht auch der Drüsenkörper mit eingeschlossen werden muß. Allerdings tritt eine Lichtproduktion auch nach GIESBRECHTS (222) Meinung nicht in den umgebenden Zellen auf, während der Streifenkörper auf Zusatz von Ammoniak leuchtete.

DOFLEIN (129) deutet den Streifenkörper als eine Vorrichtung zur möglichst großen Ausbreitung des zu oxydierenden Leuchtsekretes, das aus den Drüsenzellen stammt, und glaubt, daß die Oxydation durch Umspülung mit der Blutflüssigkeit oder mit Seewasser stattfände. Normalerweise gelangt nun aber wohl kein Seewasser an den Streifenkörper, und nach der CHUNschen Darstellung verzweigen sich die Blutgefäße nur in dem inneren Zellkörper, dem Drüsenkörper.

Die Ansicht von VALLENTIN und CUNNINGHAM (608), welche geneigt sind, den am lebenden Tier stark grünlich-rosa fluoreszierenden Reflektor von *Nyctiphanes Norvegica* für den Sitz der Lichtentwicklung anzusehen, sei hier aus historischem Interesse erwähnt. Ferner muß hier aus der Arbeit von TROJAN (601) noch hervorgehoben werden daß er auch bei Larven von Schizopoden schon Leuchten beobachtete und auf die Aehnlichkeit der tinktoriellen Verhältnisse der Drüsenzellen der Leuchtorgane bei Euphausiden und Fischen hinweist. TROJAN bezeichnet das Leuchtsekret zugleich als Baustoff für den Reflektor wie für den Streifenkörper, den er auch als Refraktor zu den optischen Hilfsapparaten des Leuchtorganes stellt, und meint, daß das Leuchtsekret beim Austritt aus der Zelle leuchtet, in der es bereitet wurde, daß es aber durch mechanischen Reiz auch früher zum Leuchten gebracht werden kann.

d) Andere Crustaceen.

Wie GADEAU DE KERVILLE (305, p. 67) mitteilt, wurden bei der Talisman-Expedition noch andere Crustaceen leuchtend beobachtet: Eines Abends war das Meer wie übersäet mit leuchtenden Punkten, wahrscheinlich junge *Mysis*, wie PERRIER berichtet. Ihre Augen

selbst blieben dunkel, waren aber von einem leuchtenden Strahlenkranz umgeben. Ein anderes Mal wurde aus einer Tiefe von 500 m ein langschwänziger Krebs, *Acanthephyra pellucida* Mil. Edw., erbeutet, der aus 8 verschiedenen Flecken lebhaftes Licht verbreitete; die leuchtenden Stellen befanden sich am Vorderrand einer Deckschuppe der Augen, am Tarsus der fünften Beinpaares, wie an der Basis verschiedener Beinglieder und am Rückenpanzer. Hansen (252, p. 76) suchte vergeblich nach einer Beschreibung dieses Tieres in der zoologischen Literatur. Ferner sollen nach Gadeau de Kerville auch noch Leucifer und die Augen von *Aristeus*, *Munida* und der Krabbe *Geryon tridens* Kroyer zu leuchten vermögen.

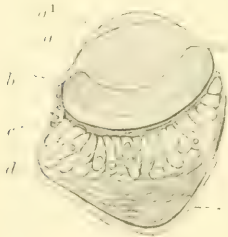


Fig. 52. *Sergestes Challengeri* H. Leuchtorgan vom Thoraxrande. *a* Chitinlinse mit Außenschicht a^1, *b* Innenlinse, *c* dünne Lamelle, *d* Drüsenschicht, *e* Reflektor, *f* Hüllschicht. (Nach Hansen.)

Bei einem auf der Challenger-Expedition erbeuteten Dekapoden *Sergestes Challengeri* (n. sp.) fand Hansen (252) zusammengesetzte Organe von verschiedener Größe und etwa 150 an Zahl am Cephalothorax, den Abdominalsegmenten und allen Körperanhängen außer den Maxillae und Maxillulae verteilt, die er als Leuchtorgane beschreibt. Der dem des Arachnidenauges ähnliche Bau (s. Fig. 52) ließ eine äußere und innere Linse, eine Drüsenzellenschicht, einen faserigen Reflektor und eine umhüllende Bindegewebsschicht erkennen. Ob die Organe auch von einer Pigmenthülle umgeben waren, ließ sich an dem einzigen, seit 28 Jahren konservierten Exemplare nicht mehr feststellen.

Schließlich sei noch erwähnt, daß Woltereck (643) eigentümliche becherförmige Drüsenorgane bei *Scypholanceola* ebenfalls als Leuchtorgane auffaßt (s. 569) und nach Kiernik (306) die Augen von *Pasiphaea etarda*, einem pelagischen Dekapoden, auf chemische Reizung hin leuchteten, während bei *Munida* an den Augen nur Reflexerscheinungen zu beobachten waren.

2. Myriapoden.

Ein rätselhaftes Dunkel liegt noch über dem Leuchten der Myriapoden, das schon von einem der Begleiter des Columbus erwähnt und seitdem von zahlreichen Beobachtern (s. 173; Richard, 509, s. 89 u. 141) berichtet wird, während andere Forscher sich vergeblich mühten, dieselben Arten leuchten zu sehen. Es scheint die Lumineszenz hier fast ausschließlich in der Ordnung der Chilopoden gefunden zu sein. Nur Molisch (410, p. 47) erzählt von einem Chilognathen, den er unter Blumentöpfen im Warmhause fand und der sehr schön leuchtete, während andere Exemplare keine Lichtproduktion zeigten. Daß Reaumur einen *Julus terrestris* hat leuchten sehen (vgl. 173, p. 423), muß nach Richard (509) offenbar dahin korrigiert werden, daß Reaumur gar keine Artbezeichnung hinzugefügt hat. Sichere Beobachtungen liegen vor über das Leuchten von *Scolopendra electrica (Sc. phosphorea)*, *Geophilus electricus (phosphoreus, phosphorescens)*, *Geophilus subterraneus (Himantarium subterraneum)*, *Orya barbarica* Gerv. und besonders von *Scolioplanes crassipes* Koch *(Geophilus, Sinotaenia) crassipes* (s. Fig. 53), *Geophilus (Scolioplanes, Stenotaenia) acuminatus, Geophilus breviceps)*. Gadeau

de Kerville nennt weiter auch noch *Stigmatogaster subterraneus* Leach, *Orphnaeus brevilabiatus* Newp., *Geophilus simplex* und *G. longicornis*. *Scolopendra morsitans* scheint eine Verwechselung zu sein. Ray, Linné (354), Griselini (236), Eckeberg, Garman (212), Fougeroux (203) schreiben von leuchtenden Scolopendern, Tilesius sah *Scolop. electr.*, deren Leuchtvermögen Macartney (376) bestreitet, phosphoreszieren; die Lumineszenz sollte von einer die ganze Oberfläche des Tieres einhüllenden Flüssigkeit herrühren, durch die auch die berührten Körper und die Stelle, wo das Tier gelegen, leuchtend wurden. Nach Shaw (547) trat die Lichterscheinung nur auf Reizung ein, während sie Brodhurst dagegen bei Berührung verschwinden sah. Audouin (17) und Brodhurst berichten zuerst von den leuchtenden Spuren, die die Tiere am Boden zurücklassen, und letzterer sah einige *Scolioplanes* auf ihrer ganzen Oberfläche leuchten und eine anderthalb Fuß lange Spur von leuchtendem Schleim hinter sich herziehen. Brodhurst so wenig wie Richard, dem wir die meisten der bisher zitierten Angaben verdanken, und der ebenfalls einen leuchtenden *Scolioplanes* beobachtete, konnten die Tiere dann in der Gefangenschaft leuchten sehen. Nach Richard verschwand die leuchtende Spur schnell, und auch das Tier selbst hörte auf zu leuchten und ging ein.

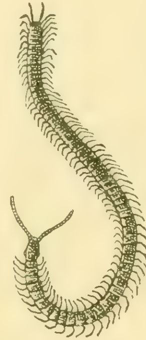


Fig. 53. *Scolioplanes crassipes*. $^{2}/_{1}$. (Aus G. de Kerville.)

Auch Dubois (141) stellte an *Scolioplanes Crassipes*, den er in Heidelberg unter modernden Blättern fand, Untersuchungen an, konnte aber keine besonderen Leuchtorgane finden. Die grünlich leuchtende Substanz sah er nur aus dem After hervorkommen und betrachtet sie daher als ein schleimiges Sekret des Darmrohres. Auch ist er schnell mit doppelbrechenden Körnchen von Guanincharakter bei der Hand, die aus den Darmpithelen in Freiheit gesetzt werden sollen und die er später zur Aufstellung einer Theorie der tierischen Lichtproduktion durch Krystallisation benutzt (165), deren anderweitige Stützen er dann als irrtümliche Versuchsergebnisse widerruft (166). Dubois sah die Männchen und Weibchen besonders beim Anfassen stark leuchten und gleichzeitig Leuchtsubstanz auswerfen; danach blieben die Tiere 2 bis 3 Tage leuchtend.

Während Dubois zunächst bei *Scolioplanes* und auch bei *Geophilus electricus* die Leuchtsubstanz nur aus dem After und nicht aus der Körperhaut hervorkommen sah (144), betont ihm gegenüber Macé (377), daß sie bei *Geophilus simplex* und *Geophilus longicornis* das Sekret der praeanalen mit großen Mündungen versehenen Drüsenhaufen sei. Demgegenüber nimmt wieder Gazagnaire (s. 305) bei *Orya barbarica* die Absonderung des klebrigen Leuchtsekretes aus drüsigen Organen der Bauchseite durch die Poren der Sternal- und Episternalplatten an. Nach derartigen Hautdrüsen suchte Dubois vergebens (155), der übrigens später seine frühere Ansicht noch dahin ergänzte, daß er das Leuchten von *Scolioplanes crassipes* auch ohne Sekretion aus den Segmenten selbst und aus dem After zustande kommen ließ (s. 305, p. 163).

Die Absonderung eines leuchtenden Schleimes hat ferner noch Haupt (259) bei *Geophilus electricus* beobachtet.

Wenn auch nach diesen Versuchen die Lichtproduktion der Myriapoden anscheinend von einem Sekrete jener praeanalen Drüsen oder vielleicht auch der Haut ausgeht, so sind doch von F. Ludwig (368, s. auch 410, p. 47) Zweifel an der Selbständigkeit des Leuchtvermögens ausgesprochen worden. Ludwig fand nämlich leuchtende Exemplare von *Scolioplanes crassipes* in lichtfaulem, von Hallimaschmycel durchsetztem Holze und vermutete, daß sie von dem leuchtenden Agaricusmycel gefressen hätten und daß dieses in den Tieren fortleuchtete (s. Molisch, 410, p. 47). Erinnern wir uns obenein der durch bakterielle Infektion hervorgerufenen Lichtseuche der Talitren und anderer Crustaceen und ziehen die häufig negativen Befunde an Myriapoden in Betracht, so erscheinen, um die Zweifel zu beseitigen, erneute physiologische und auch mykologische Untersuchungen an den leuchtenden Tausendfüßern, besonders dem in Deutschland, Frankreich, England und Dänemark vorkommenden *Scolioplanes crassipes*, notwendig und aussichtsreich.

3. Insekten.

Bevor wir uns den lichtproduzierenden Käfern zuwenden, mögen die vereinzelten und unsicheren Beobachtungen aus den anderen Ordnungen der Insekten Erwähnung finden.

Apterygoten. Von der Phosphoreszenz einer Thysanure, *Anurophorus fimetarius (Lipura fimetaria)* spricht zuerst Allman (5, s. 304, 305, 142), und Dubois (142) fand *Lipura ambulans* mit leuchtenden Myriapoden zusammen in Heidelberg im feuchten Humus. Sie leuchteten mehrere Tage lang bis zu ihrem Tode am ganzen Körper in bläulichem Lichte, dessen Intensität durch mechanische Reizung und Wärme gesteigert werden konnte. Beim Zerdrücken leuchtete das Innere der Insekten. Ob eine selbständige Lichtproduktion vorlag oder eine Infektion mit Leuchtpilzen, ähnlich wie sie bei *Geophilus* und *Lumbricus* wahrscheinlich wurde, läßt sich aus den ziemlich ungenauen Angaben von Dubois nicht ersehen.

Als Ursache des Blitzens des faulen Holzes entdeckte Molisch (410, p. 46) das Leuchten der zu den Collembolen (Springschwänzen) gehörigen *Neanura muscorum* Templeton.

Archipteren. Ueber das Leuchten von Termitenhügeln berichtet Knab (309), der es mehrmals in Brasilien beobachtete. Die leuchtende Fläche bestand dabei aus unzähligen leuchtenden Punkten, die beständig ihre Lage zu wechseln schienen, ineinander übergingen und sich wieder auflösten. Einmal leuchteten zahlreiche Hügel prächtig durch die Nacht. Ob die Insekten selbst das Licht produzierten oder die harten und jeden Pflanzenwuchses entbehrenden Hügel aus anderen Gründen Licht aussandten, blieb unentschieden. Von leuchtenden Termiten ist sonst nirgends die Rede.

Nach G. de Kerville (304, 305) sollen Hagen (247) und Eaton (169, 170) das Leuchten einer deutschen Ephemeride *Caenis dimidiata* und das eines Ceylonischen Insekts, wahrscheinlich *Telaganodes tristis*, erwähnen.

Rhynchoten (s. Ehrenberg, 173 u. G. de Kerville, 303, 304, 305). Das Leuchten der Fulgorinen erwähnt als erste Maria Sibylla

Merian (396); als sie nachts bei Licht eine Schachtel öffnete, in der sich einige Laternenträger befanden, die ihr die surinamischen Eingeborenen gebracht hatten, sah sie ebensoviel Flammen daraus hervorleuchten als es Tiere waren, und konnte bei diesem Lichte Zeitungsdruck lesen. Diese Angabe der Frankfurter Malerin und Forschungsreisenden wurde zum Ausgangspunkt zahlreicher einander widersprechender Mitteilungen. Linné (355) führt die leuchtende *Cicada laternaria americana* und *chinensis* in seinem System mit auf, und Moufflet (420), Evans (189), Wesmael (635), Spinola (559), Smith (552), Donovan (133), Grew, Stedman (564) behaupten mit mehr oder minder großer Glaubwürdigkeit und Bestimmtheit, daß von dem laternenartigen hohlen Kopfauswuchs bei *Fulgora* und *Hotinus* ein Leuchten ausgehe. Diesen gegenüber bestreiten Bates (29), Becker (32), Bowring (63), Branner (67), Burmeister (83), Champion (90), Hancock (249), v. Hoffmansegg (276), Newman (436), Pryer (487), Richard, Sieber, v. Spix und v. Martius (560, p. 1115), Westwood (636), der Prinz v. Wied (637) auf Grund eigener negativer Beobachtungen und von den Eingeborenen gesammelter Erfahrungen, daß der chitinöse Stirnfortsatz der Sitz einer Lichtproduktion sei. Daher wird jetzt vielfach angenommen (Hertwig, 273, Haupt, 259), daß zum Teil irrtümliche Beobachtungen, zum Teil auch durch die Formähnlichkeit der meist intensiv gefärbten Stirnblase mit einer Laterne hervorgerufene Analogieschlüsse dazu geführt haben, den Fulgorinen eine eigene Lichtproduktion zuzuschreiben, die für jene positiven Fälle übrigens von Distant (125) auf Infektion mit Leuchtpilzen zurückgeführt wird. Wir können mit anderen (Kerville [305], Watasé [626]) erneute Beobachtung und exakte Untersuchungen als wünschenswert bezeichnen, doch scheinen hier keine großen Ueberraschungen mehr bevorzustehen. Auch der einheimische kleine Laternenträger, *Pseudophana europaea*, zeigt nach Haupt (259) keine Lumineszenz.

Dipteren. Aehnlich wie mit Fulgora geht es mit einer Muscide, *Thyreophora cynophila* Panz, von deren Kopf nach Girard und Lepeletier de Saint-Fargeau ein Lichtschein ausgehen soll, deren Leuchtvermögen jedoch Desvoidy in Abrede stellt (s. 304, 305). G. de Kerville weist hier auf die Möglichkeit einer Infektion mit leuchtendem Pilzmycel hin, wie sie auch wohl zu den Berichten über leuchtende Chironomiden Anlaß gegeben hat. Osten-Sacken (444) spricht von deren leuchtenden Larven, und Alenizyn (4, s. 305, 410) beobachtete eine Lichterzeugung einmal bei einer sehr stark beschädigten Fliege, und auch die zweite Mitteilung, nach der die an der ganzen Körperoberfläche mit konstanter Intensität leuchtenden Chironomiden bereits völlig bewegungslos waren, spricht für sekundäre Lumineszenz durch Leuchtpilze, wie es bereits Schmidt (532) hervorgehoben hat, der übrigens auch selbst am Issykkul-See leuchtende *Chironomus intermedius* St. fand. Dort sah auch Sorokin leuchtende Zuckmücken, und in Pommern wurden von Brischke (75) zwei leuchtende Weibchen von *Chironomus tendens* Fr. gefunden. Nach Wahlberg (s. Schmidt, 531) leuchteten die Larven einer Schwammmücke *Ceroplatus sesoides* am ganzen Körper. Da die Tiere am Feuerschwamm *Polyporus fomentarius* lebten und Polyporusarten selbst Licht produzieren, so wird es sich hier wohl um eine sekundäre

Lumineszenz gehandelt haben. Auch die Puppen zeigten allerdings durch den Cocon hindurch einen hellen Schimmer.

Orthopteren. Ebenfalls wohl auf Infektion mit einem leuchtenden Pilz zurückzuführen (Molisch, 410, p. 79) ist auch die Lumineszenz von *Gryllotalpa*, wie sie von Kirby und Spence (307) erwähnt und von F. Ludwig (364) genauer beschrieben wurde. Zwei Schüler des letzteren sahen an einer Maulwurfsgrille einen im Dunkeln sehr hell in grünlichweißem Lichte leuchtenden Fleck, der sich unsymmetrisch rechts hinter dem Kopfe am Körper befand.

Lepidopteren. Die gleiche Erklärung ist wohl auch die richtige für die Lichterscheinungen bei Raupen, die Boisduval (55) von *Mamestra oleracea* L. beschreibt und Gimmerthal (224) von *Agrotis (Noctua) occulta*, deren Raupe über und über, auch an Kopf und Beinen, leuchtete und noch nach dem Tode bis zum Eintrocknen ein mattes bläuliches Licht ausstrahlte (s. 305). Von dem Leuchten der Schmetterlingsaugen wird in dem Abschnitt über scheinbare Lichtproduktion die Rede sein.

Coleopteren, Käfer. Auch bei den Käfern haben wir zunächst einige Angaben zu registrieren, bei denen es sich wahrscheinlich gar nicht um eine selbständige Lichtproduktion handelt (s. 305, p. 103). Bei den Laufkäfern *Physodera noctiluca* Mohnike und *Ph. Dejeani* Eschh. soll Leuchten beobachtet worden sein, ebenso bei *Nebria cursor* und *Staphylinus olens* Müller. Ferner will Afzelius (2) einmal beobachtet haben, daß die Keulen an den Fühlern eines im Absterben begriffenen *Pausus sphaerocerus* Afz. ein schwaches Licht ausstrahlten, als er, selbst vom Lichte abgewendet, eine Schachtel, die das Insekt enthielt, öffnete, während Péringuey die Richtigkeit dieser Mitteilung bestreitet und auch Westwood diesen Glanz nur auf die große Glätte dieser Keulen zurückführt. Latreilles' (333, 334) Angabe über das Leuchten von *Chrysochroa (Buprestis) ocellata* Fabr. wie auch diejenigen von Lamarck (326) über Leuchtorgane bei einem Tenebrionen, *Chiroscelis bifenestra* Lam., von Kirby und Spence (307) über Leuchten bei Helopiden und *Dadyochus flavocinctus* Chev. hält G. de Kerville (304, 305) für irrtümlich, und Haupt (259) konnte die Angabe, daß die Flüssigkeit, welche die Bombardierkäfer *Brachinus crepitans* und *Br. explodens* ihren Feinden entgegenspritzen, leuchte, trotz eingehender Nachprüfung nicht bestätigen. Luce (360) beschreibt einen französischen *Scarabaeus phosphoricus*, der am Hinterleibe leuchtete, Spix und Martius (560, 1132) bemerkten bei einem im Absterben begriffenen Herkuleskäfer eine jedenfalls wohl infektiöse Lichtentwicklung.

Die wichtigsten Leuchtkäfer.

Mit den sicher selbständig Licht produzierenden Leuchtkäfern haben sich zahlreiche Reisende und Naturforscher seit 2 Jahrhunderten in einer Flut von kleineren Mitteilungen und eingehenderen Arbeiten beschäftigt. Während den großen exotischen Elateriden nur wenige bemerkenswerte Untersuchungen gewidmet wurden, ist das leicht zugängliche Untersuchungsmaterial der Malacodermiden, zu denen unsere allbekannten deutschen Johanniskäfer und Glühwürmchen gehören, unzählige Male Gegenstand der Beobachtung und auch gründlichen Studiums gewesen, ohne daß die stets nach einem gewissen

Schema wiederholten physiologischen Experimente eine befriedigende Lösung der vielen Rätsel gaben, die sich an die seltenste Energieform knüpfen, in der sich das Leben der Organismen äußert.

Es kann bei den rein physiologischen Tendenzen dieser Abhandlung nicht unsere Absicht sein, hier eine vollständige Aufzählung aller Leuchtkäfer zu geben. Das verbietet sich im Rahmen dieser Arbeit schon von selbst; besaß doch das Berliner Museum im Jahre 1835 bereits 319 Arten mit Leuchtflecken versehener Lampyriden (173, p. 524), für deren größte Mehrzahl freilich wohl ein Nachweis ihrer Leuchtfunktion nicht vorliegt. Mit Rücksicht auf diese letzgenannte Tatsache wie auch auf die Schwierigkeiten der systematischen Identifizierung will ich auch darauf verzichten, die zahlreichen angeblich leuchtenden oder mit Leuchtorganen versehenen Gattungen und Arten von Malacodermiden und Elateriden einzeln anzuführen, die bei Ehrenberg (173, p. 465, 523, 424 u. Tabelle), Gadeau de Kerville (303, 305), Pagenstecher (447, p. 79, 80), Dittrich (126), Haupt (259) genannt sind. Wir wollen uns hier vielmehr auf die Beschäftigung mit denjenigen Leuchtkäfern beschränken, bei denen die Lichtproduktion unter natürlichen und experimentellen Bedingungen beobachtet und und die Lage und Struktur der Leuchtorgane mikroskopisch und histologisch untersucht wurde.

Die Geschichte der europäischen Leuchtkäfer beginnt mit den πυγολαμπίδες des Aristoles (13) und den *Cicindelae*, den *stellae volantes* des Plinius (482), erst 1864 werden sie dann von Boccone wieder erwähnt. Swammerdam (573) spricht von der glänzenden Nachtmücke oder dem Johanniswürmchen, das einem fliegenden Diamanten gleicht und sowohl als sechsfüßiges Würmchen als auch, wenn es zum Käfer geworden ist, leuchtet; doch müsse es im letzteren Fall, sein Licht sehen zu lassen, die Scheide seiner Flügel zuvor aufrichten oder zum wenigsten seinen Schwanz oder den äußersten Teil seines Unterleibes ausstrecken. Ueber *Luciola italica*, den italienischen Leuchtkäfer, teilt 1750 Nollet (441) Beobachtungen mit, und die physiologische Untersuchung der Lampyriden beginnt dann mit Forster (200) und Spallanzani (556).

Ueber die tropischen Elateriden, deren wichtigster Vertreter *Pyrophorus noctilucus* ist, berichten zuerst Sloane (551) und Browne (76) aus Jamaica, Fougeroux de Bondarroy (203) aus Cayenne, später Treviranus (598), Macartney (376), der *Elater ignitus*, *phosphoreus* und *noctilucus* beschreibt, weiter Spix und Martius (560, 1132), Curtis (110), Humboldt (283); Lesson (344, 173) spricht zuerst hier von Leuchtdrüsen, während sich erst die Arbeiten von Heinemann gründlicher mit diesen Käfern beschäftigen. Darwin (114, p. 18) fand in Bahia als häufigstes Leuchtinsekt den *Pyrophorus luminosus* Illig und stellte über dessen Sprungkraft Versuche an.

a) Anordnung der Leuchtorgane der Malacodermiden (Lampyriden).

Ueber Lage und Verteilung der Leuchtorgane der **Malacodermiden** liegen zahlreiche Angaben vor, die allerdings der Widersprüche nicht entbehren, obgleich es sich um ein so leicht zu beschaffendes Material handelt.

Lampyris splendidula. Das als unser gewöhnlichster Johanniskäfer bekannte Männchen dieser Art (s. Fig. 54) besitzt zwei Leuchtorgane, die am lebenden

Tiere als weiße Platten an der Ventralseite des vor- und drittletzten Abdominalsegmentes zu erkennen sind (312, 537, 538, 374, 57, 58), wo sie ungefärbten Stellen der Chitinhaut entsprachen. Die nur mit Flügelrudimenten versehenen Johannis- oder Glühwürmchen, die Weibchen dieser Art (s. Fig. 54 u. 55) sind weißlich gelb gefärbt und lassen daher ihre 14 Leuchtorgane nicht so leicht erkennen. Das größte derselben liegt auf der Ventralseite des vorletzten 6. Bauchringes, ferner liegen 2, selten 3, Organe an der Ventralseite des 5. Segmentes und ein kleines Organ in der Medianlinie des 3. Segmentes, endlich in den 5 ersten, nach KÖLLIKER in

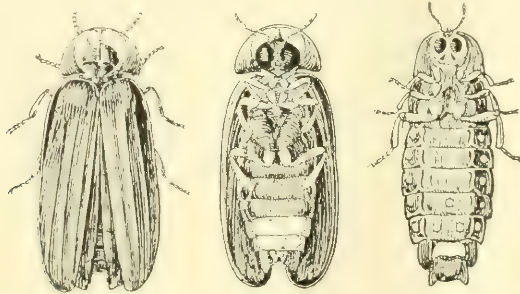


Fig. 54. *Lampyris splendidula.* Links ♂. Von der Rücken- und Bauchseite. Rechts ♀. (Vergr.) (Aus FLÖRICKE.)

den 6 ersten Segmenten je 2 knollenförmige Organe an der lateralen Seite. Diese letzteren liegen an der dorsalen Seite der Seitenzipfel der Pleuren und zeigen ihr Leuchten schöner vom Rücken aus. Die Organe des 1. und 3. Segmentes sind größer und leuchten nach BONGARDT (58) viel häufiger als die anderen. Das ♀ von *L. splendidula* kehrt im Gegensatze zu dem von *L. noctiluca,* dem die dorsal gelegenen Leuchtorgane fehlen, stets die dorsale Seite nach oben. Die Larven dieser Art sind den ♀ sehr ähnlich, auch in der Anordnung ihrer Leuchtorgane.

An der Puppe des ♂ von *Lampyris splendidula* fand V. KNOCHE (310) noch knollenförmige Leuchtorgane, die segmental an den Seiten des Abdomens liegen und bei den geschlechtsreifen ♂ schwinden, in seltenen Fällen jedoch auch hier vorhanden sind, da KNOCHE einige ♂ fand, die noch zwei solcher Organe im 1. Abdominalsegment besaßen.

Sehr ähnlich, wie bei *Lampyris splendidula,* ist die Anordnung der Leuchtorgane bei derjenigen Art, die VERHOEFF (614) als unsere gemeine *Lamprorhiza splendidula* beschreibt. Nach diesem Autor besitzt die Larve drei Paar von oben gut sichtbare Leuchtflecken, das eine hinter dem Metathoraxsegment, eines vor dem Ende des Körpers und das dritte zwischen diesen beiden Paaren. Ihr Licht strahlt durch helle Fenster der Rückenplatten nach oben hindurch. Die Nymphe trägt außer denselben drei noch ein viertes Paar Leuchtflecken an der Ventralseite des Abdomens und davor noch jederseits einen leuchtenden Punkt. Die gleichen Organe finden sich bei der ₊-Imago, das größere ventrale Paar befindet sich an der 6., das kleinere an der 5. Ventralplatte.

Lampyris noctiluca. Das Männchen des großen Johanniskäfers besitzt nur zwei kleine ovale Leuchtorgane im letzten Abdominalsegment, deren Licht durch die hier nicht ganz pigmentlose Hypodermis wesentlich geschwächt wird. Aus diesem Grunde und weil sie überhaupt weniger fliegen, werden die ♂ dieser Art viel seltener leuchtend gefunden als die von *L. splendidula,* deren Flugzeit gewöhnlich erst einsetzt, wenn die Hauptflugzeit der *noctiluca* bereits vorüber ist.

Das Weibchen von *Lampyris noctiluca* (Fig. 56), das sich von dem der anderen Art durch die dunklere Färbung und das völlige Fehlen der Flügelrudimente unterscheidet, hat an der Ventralseite des 4. und 7. Abdominalsegmentes je 2 kleinere und am 5. und 6. je eine größere gelbweiße Leuchtplatte (BONGARDT, 58); nach KÖLLIKER (312) liegen die letzteren am 6. und 7. Bauchring und trägt nur noch der letzte, nach ihm der 8., Bauchring noch zwei kleinere Organe. Die schwarzen Larven von *L. noctiluca* haben an der dorsalen Seite in jedem Segment jederseits einen gelben Leuchtfleck. Nach OWSIANNIKOW (446) sollte bei ihnen nur das drittletzte Abdominalsegment in zwei Punkten sein intermittierendes Leuchten zeigen. Daß Eier, Larve (DE GEER, 116) und Puppe leuchtet, wird bereits 1803 von SCHMID angegeben (530, s. 173, p. 460).

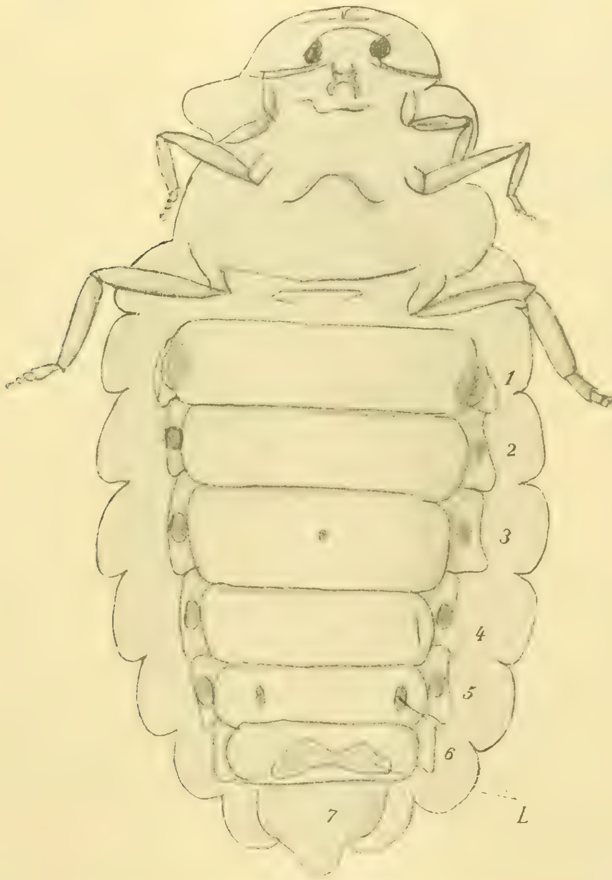


Fig. 55. *Lampyris splendidula.* ♀. Von der Bauchseite. $^{10}/_{1}$. Die 14 Leuchtorgane am 1.—6. Abdominalsegment. (Nach BONGARDT.)

Lampyris occidentalis fand DARWIN (114, p. 18) häufig bei Rio de Janeiro. Der Käfer leuchtete an zwei Hinterleibssegmenten besonders auf Reizung hin sehr stark, während die Larve nur eine schwache Leuchtkraft aufwies und bei jeglicher Berührung und Reizung ihr Leuchten einstellte.

Luciola italica. Auch bei dieser Art herrscht bezüglich der Anordnung der Leuchtorgane keine Uebereinstimmung. Nach Carrara (87) leuchten hier die beiden letzten Hinterleibsringe, ebenso auch nach Verworn (615), welcher angibt, daß bei ♂ und ♀ die beiden letzten, bei Tage schwefelgelb erscheinenden Abdominalsegmente oben und unten Licht ausstrahlen. Nach Peters (471) leuchtet beim ♂ von *Lampyris italica* nur die Bauchseite des vor- und drittletzten Ringes, nach Emery (182) dagegen wieder die des vorletzten und letzten, während die mit bedeutend kürzeren Flügeln versehenen ♀ von *Luciola* nach den beiden letztgenannten Autoren nur an zwei seitlich gelegenen Stellen des drittletzten Ringes leuchten.

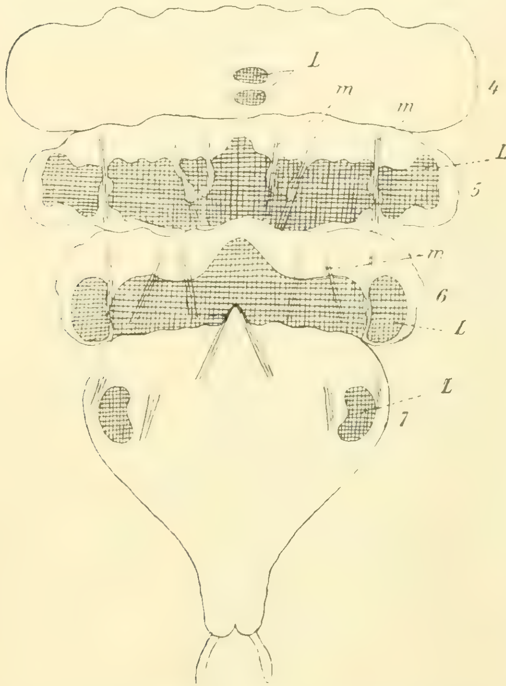


Fig. 56. *Lampyris noctiluca.* ♀. Abdomen von der Bauchseite gesehen. Leuchtorgane am 4.—7. Abdominalsegment. (Nach Bongardt.)

Bei der südeuropäischen *Luciola lusitanica*, über deren Lebensweise Peragallo (465, 466) berichtet, trägt das ♂ seine Leuchtorgane an den beiden letzten, das ♀ am vor- und drittletzten Hinterleibssegment (s. 305).

Phosphaenus hemipterus. Bei dieser ebenfalls bei uns heimischen Art, die von Ph. W. J. Müller (424) im Odenwald, und von Verhoeff (614) bei Bonn gefunden wurde und auch von Schmidt (531) erwähnt wird, ist das ♀ anscheinend noch nicht leuchtend beobachtet worden. Das ♂ trägt auf der Unterseite des vorletzten Bauchringes zwei kleine leuchtfähige Tüpfel. Die Larve unterscheidet sich nach Bongardt (58) von der der *L. noctiluca* durch ihre schlankere Gestalt, hellere Färbung und eine in jedem Segment liegende schwarzbraune Chitinplatte. Ihre Leuchtorgane liegen wie bei jener als zwei ovale stecknadelkopfgroße Knollen im vorletzten Abdominalsegment. Ueber das Vorkommen und die Lebensweise dieses Käfers, bei dem nach Verhoeff Larven, Nymphe und Imago an den gleichen Stellen leuchten, finden sich bei Müller ausführliche Angaben, wie auch eine eingehende Beschreibung von ♂, ♀ und Larve.

Die Larve von *Homalisus suturalis* wurde von Verhoeff (614) in Steiermark gefunden und Bertkau (48) sah im Oktober die weichen Seitenteile ihres Hinterleibes leuchten, während eine im April gefangene Larve keine Lichtproduktion aufwies, so wenig wie auch die daraus entwickelte Puppe und Imago.

Bei dem nordamerikanischen *Photinus pyralis* tritt das intermittierende Leuchten nach Schmidt (531) beim ♂ an den beiden letzten Bauchringen ein, während das ♀ am vorletzten Segment zwei und am drittletzten einen Leuchtfleck aufweist. Nach der von Watasé (627) wiedergegebenen Abbildung (s. Fig. 57) zeigt *Photinus consanguineus* dagegen ein anderes Verhalten.

Unter den Telephoriden, einer anderen Gruppe der Malacodermiden, sollen *Phengodes* und *Zarhipis* Leuchtvermögen besitzen (305), und zwar sowohl als Larven und Puppen wie als ♂- und ♀-Imagines. Nach ATKINSON trägt die weibliche Puppe von *Phengodes laticollis* HORN 16 Paare von Leuchtorganen auf der Rücken- und Bauchseite, während sie bei den ♂ auf die Ventralseite des hinteren Teiles des Abdomens beschränkt sind.

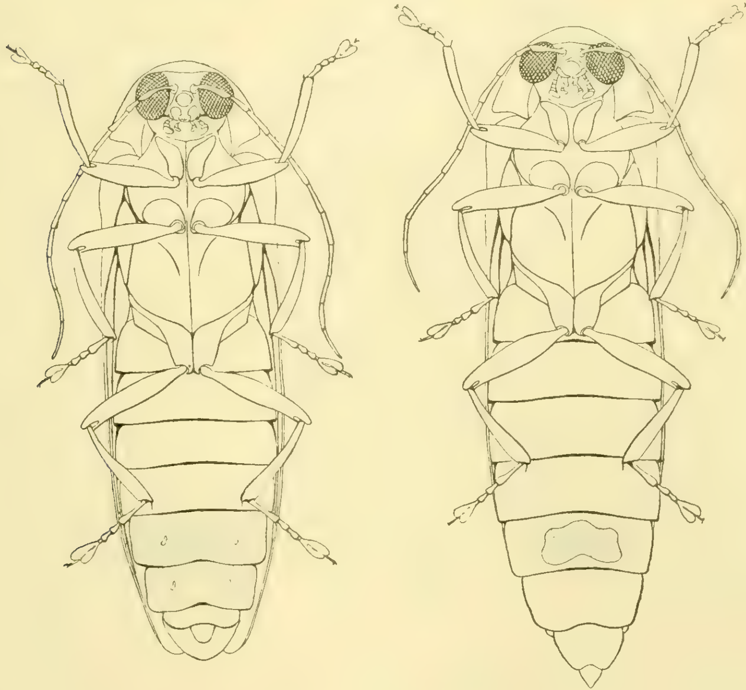


Fig. 57. *Photinus consanguineus.* Rechts ♀, links ♂. Leuchtflecken schraffiert. (Aus WATASÉ.)

b) Anordnung der Leuchtorgane bei Pyrophorus.

Eine ganz andere Anordnung zeigen die Leuchtorgane der Licht produzierenden **Elateriden**, von welchen bisher nur der Cucujo des tropischen Amerika, *Pyrophorus noctilucus* (Fig. 58), besonders durch die langjährigen Studien von HEINEMANN und DUBOIS, eine eingehendere wissenschaftliche Beachtung erfahren hat.

Die ♂ und ♀ dieses Käfers besitzen an den Ecken des Prothorax zwei elliptische Leuchtstellen und ein weiteres Organ an der ersten Ventralschiene des Hinterleibes. Das Licht dieses größten Organs wird stets erst beim fliegenden Tiere sichtbar, da es sonst von dem anliegenden Metathorax verdeckt und nur beim Dorsalheben des Hinterleibes freigelegt wird; dieses erfolgt aber nur während des Fluges, weil sonst die Flügeldecken es hindern. Andere Elateriden, beispielsweise einer von den Tonga-inseln, sollen nur in der Mitte des Bauches nahe dem letzten Fußpaar leuchten. Die Abbildung von *Pyrophorus luminosus* ILLIGER (285) bei PAGENSTECHER (447) zeigt außer den Thorakalorganen noch zwei große Leuchtplatten am dritt- und viertletzten Hinterleibsringe.



Nach Dubois (139 u. a.) leuchten auch schon die Eier und die auskriechende Larve besitzt ein Leuchtorgan, das sich im hinteren Teile des Kopfes und im vorderen der Vorderbrust befindet und sich bei Bewegungen der Larve angeblich verschieben kann. Wie bei den Imagines fanden sich auch hier die Organe mit doppelbrechenden Körnchen angefüllt. Später zeigen die Larven Leuchtflecken am besten am vorletzten Hinterleibsringe, deren jeder zwei stark leuchtende seitliche und einen weit schwächer leuchtenden mittleren Punkt trägt. Spontan leuchteten die Larven nur des Nachts, waren aber durch Reize stets dazu zu bringen.

Die mikroskopische Anatomie der Leuchtorgane von *Pyrophorus* hat Kölliker (313), Laboulbène und Robin (323, 324), Heinemann und Dubois beschäftigt.

Fig. 58. *Pyrophorus noctilucus* (Surinam). $^1/_1$. Leuchtorgane am Prothorax und am ersten Abdominalsegment. (Nach Haupt.)

c) Der feinere Bau der Leuchtorgane der Käfer.

Ueber den Bau der Leuchtorgane und die Struktur der Leuchtsubstanz macht bereits Spallanzani brauchbare Angaben (556, s. 173). Er fand beim italienischen Johanniskäfer die leuchtenden Bauchringe mit einer durchsichtigen Haut überzogen, welche eine weiße, sehr weiche Masse einschließt, die das Licht enthält. Mit der Lupe konnte er viele kleine hellere Lichtpunkte in den leuchtenden Stellen erkennen, und die weiße zähe Leuchtmasse sah er zusammengesetzt aus halbdurchsichtigen unregelmäßigen Kügelchen. Nach Corradori (86), Ph. W. J. Müller (424) und noch nach Owsiannikow (446) sollte das Verlöschen des Lichtes durch ein willkührliches Einziehen der Bläschen oder Leuchtsäckchen hervorgebracht werden. Nach Treviranus sollte das Licht nicht aus besonderen Organen, sondern aus den inneren Zeugungsteilen oder dem Fettkörper hervorgehen. Auch er meint, wie schon Forster (200) und dann auch Perault, daß die Atmung den Rhythmus des Aufleuchtens angebe, wie auch fast alle späteren Beobachter, meist von einer vorgefaßten Anschauung ausgehend, teils auch auf Grund von Versuchen

über den Einfluß von Sauerstoff und Kohlensäure auf die Lichtproduktion, immer wieder einen innigen Zusammenhang zwischen dieser und der Atmung annehmen. Die genannten Versuche wollen wir erst mit den an anderen Tieren angestellten Untersuchungen zusammen besprechen. Immer wieder wird auch das Eindringen zahlreicher Tracheenstämmchen in die Leuchtorgane betont, wie es schon C. A. S. SCHULTZE (536), PETERS (471) und LEYDIG (348) wohl bekannt war.

Die seit MAX SCHULTZE als Tracheenendzellen bezeichneten Gebilde hat offenbar schon PETERS (471) gesehen. Er konnte in der leuchtenden Partie regelmäßige Reihen dunkler Körperchen erkennen, die in der Mitte einen silberglänzenden Punkt hatten, der bei stärkerer Vergrößerung als Bäumchen erschien, und fand weiter das ganze Organ aus regelmäßig gelagerten Kügelchen bestehend, in die je ein Tracheenstämmchen hineintrat, das sich dann aufs schönste darin verzweigte und gleichsam das Gerüst desselben bildete.

LEYDIG (348) betrachtete anfangs die Leuchtorgane als modifizierte Fettkörper, in deren Zellen die Leuchtsubstanz, ein anorganischer Körper, abgeschieden würde; er beschreibt im Fettkörper deponierte Konkremente wie in den Nierenzellen der Schnecken, die sich in KOH auflösen.

Eine genauere Kenntnis des feineren Baues der Leuchtorgane der Lampyriden verdanken wir erst KÖLLIKER (311, 312) und MAX SCHULTZE (537, 538). KÖLLIKER betont den Aufbau aller Leuchtorgane aus einer Hülle, einem Parenchym von Zellen, Tracheen und Nerven und weist als erster auf die zwei Gruppen der Parenchymzellen hin, die blassen und die weißen, aus deren ersteren, die nach außen liegen, die eigentliche Leuchtsubstanz besteht, während die weißen Zellen in gewissen Fällen bei diesen Organen auch ganz fehlen, sonst aber Körnchen enthalten, die KÖLLIKER nach ihren mikrochemischen Reaktionen als aus harnsauren Salzen, wahrscheinlich Ammoniumurat, bestehend ansah. Eingehendere chemische Untersuchungen der Leuchtorgane liegen bis heute noch nicht vor. Nur HEINEMANN (262) hat die Asche der Leuchtorgane von 186 Cucujos, *Pyrophorus noctilucus*, bei welchem nach seinen Untersuchungen (261) die Uratzellen keine körnige Struktur, sondern Kristallspieße enthielten, qualitativ analysiert und bestätigen können, daß die weiße Schicht nach Säurezusatz reichlich Harnsäure auskrystallisieren läßt, nicht aber, daß Ammoniak die mit der Harnsäure verbundene Base sei. Nach HEINEMANN soll die Harnsäure hier vielmehr wahrscheinlich als harnsaurer Kalk (körnige Masse) und als harnsaures Kali (krystallinische Masse) vorhanden sein. Außer Kohlensäure und Calcium und Spuren von Chlor ließen sich Phosphorsäure und Kali in relativ bedeutender Menge nachweisen.

Daß die Uratschicht keinen notwendigen sondern nur einen akzessorischen Teil der Leuchtorgane darstellt und wohl kaum mit KÖLLIKER auf den Stoffwechsel in der Leuchtmaterie und einen sich darin abspielenden gesteigerten Eiweißzerfall zurückzuführen ist, wird dadurch wahrscheinlich, daß sie, wie schon KÖLLIKER hervorhob, manchen der Organe fehlt. So konnte sie WIELOWIEJSKI (638, 639) in den seitlichen Leuchtknollen der Larven und ♀ von *Lampyris splendidula* nicht finden, und KNOCHE (310) vermißt sie in den von ihm aufgefundenen segmentalen knollenförmigen Organen der Puppe des ♂ derselben Art. Andererseits können diese Konkretionen auch deshalb nicht als charakteristische Bestandteile der Leuchtorgane betrachtet

werden, weil sie auch im Fettkörper vieler nicht leuchtenden Insekten vorkommen (Bongardt, 57, p. 20). Die funktionelle Bedeutung der Uratschicht sieht bereits Kölliler in der Verstärkung des Lichtes, und es dürfte dieses akzessorische Gebilde dem Reflektor der Leuchtorgane anderer Tiere zu vergleichen sein.



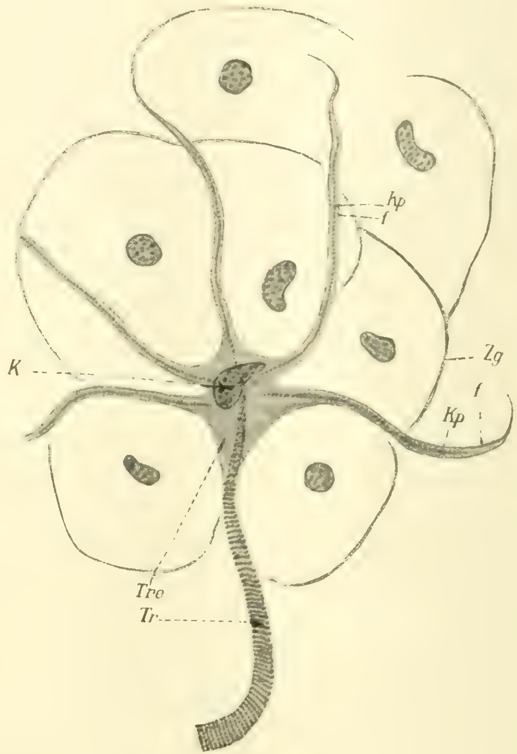


Fig. 59. Fig. 60.

Fig. 59. Sagittaler Durchschnitt durch eine Leuchtplatte des Männchens von *Lampyris splendidula*. $^{80}/_{1}$. *b* ventrale Schicht mit Tracheenverästelungen, *c* dorsale Schicht, *tr* Tracheenstämme, *n* Nerven. (Nach Max Schultze.)

Fig. 60. Tracheenendzelle *Tre* und Parenchymzellen von *Lampyris splendidula* ♂. (Nach Bongardt.)

Durch die feineren histologischen Untersuchungen von Max Schultze (537, 538) wurde der Aufbau der Leuchtorgane von *Lampyris* aus zwei verschiedenen Schichten (s. Fig. 59) aufs neue festgestellt. Er beobachtete auch, daß die ventrale gelbliche Schicht der eigentlichen Parenchymzellen ungleich stärker leuchtet, als die dorsale weiße Uratschicht. Beim Aufleuchten der Organe funkelten zuerst immer zerstreute Punkte auf, die etwa den Tracheenendzellen entsprachen (s. Fig. 60). Von hervorragender Tragweite schien aber die Entdeckung zu sein, daß sich an lebend und leuchtend in Ueberosmiumsäure eingelegten Tieren allein die Tracheenendzellen nach einigen Stunden schwärzten, während die Parenchymzellen unverändert

blieben. Schien doch diese Reduktion der Osmiumsäure auf eine besonders lebhafte Oxydation in den zuerst und besonders intensiv leuchtenden Elementen dieser Organe und auf die Tracheenendzellen als Sitz der Lumineszenz hinzuweisen. Von zahlreichen späteren Forschern ist denn auch immer wieder die Schwärzung der Tracheenendzellen zugunsten der Oxydationshypothese der organischen Lichtproduktion ins Feld geführt worden. Doch wurde bereits von SCHULTZE hervorgehoben, daß die sternförmigen Tracheenendzellen auch bei nicht leuchtenden Insekten, so von LEYDIG (347) bei der Larve von *Corethra plumicornis* nachgewiesen waren, und eine weitere Untersuchung von SCHULTZE und RUDNEFF (540) ergab, daß sich weniger die Tracheenendzellen, als vielmehr die Tracheenendverzweigungen selbst zuerst in der Osmiumsäure dunkel färbten. Allerdings sah SCHULTZE demgemäß für die Leuchtorgane auch nicht die Tracheenendzellen an sich als vielmehr die ungeheure, auf einen kleinen Raum zusammengedrängte Menge derselben als charakteristisch an.

Ferner können die Tracheenendzellen auch in den Leuchtorganen gänzlich fehlen, wie es in den seitlichen Leuchtknollen der ♀ von *Lampyris splendidula* und bei den ♀ und Larven von *L. noctiluca* (Fig. 61; s. WIELOWIEJSKI, 638, p. 66), besonders aber auch für die Leuchtorgane von *Pyrophorus* von HEINEMANN (260) konstatiert

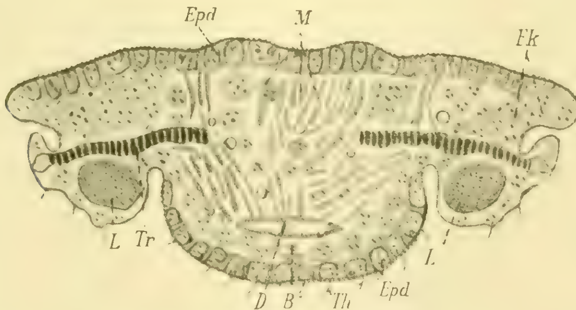


Fig. 61. *Lampyris noctiluca.* Larve. Querschnitt. $^{20}/_{1}$. *L* Leuchtorgane, *Tr* Tracheenstämmchen, *Fk* Fettkörper, *D* Darm. (Nach BONGARDT.)

wurde, der hier keine Spur von ihnen fand, während sich die Tracheen vielmehr pinselartig verzweigten. Auch führte hier die Behandlung mit Osmiumsäure zu dem überraschenden Ergebnis, daß sich gerade nur die hintere, nicht leuchtende Schicht schwärzte, die vordere dagegen fast weiß blieb oder nur eine leichte Bräunung der Leuchtzellen erfuhr. Bei den amerikanischen Lampyriden erhielt HEINEMANN dabei die gleichen Resultate wie SCHULTZE, ein Hervortreten der Tracheenendzellen.

Auch bei *Luciola italica* wurden von TARGIONI-TOZZETTI (578, 579) ‚corpi digitiformi' aufgefunden, die den Tracheenendzellen von *Lampyris splendidula* entsprachen. EMERY (182, 183, 186) erhielt eine völlige Schwärzung derselben in Osmiumsäure, die das Leuchten übrigens noch für einige Zeit so gut fixierte, daß EMERY es mikroskopisch beobachten konnte. Dabei zeigten sich dunkle Flecken auf leuchtendem Grunde oder hell leuchtende Ringe aus regellos aufblitzenden und verlöschenden Pünktchen auf dunklem Hintergrund. Die leuchtenden Stellen sollen der Grenze zwischen dem Tracheen-

zellenzylinder und den Parenchymzellen entsprechen und die leuchtende Verbrennung an der Oberfläche der Parenchymzellen stattfinden, und zwar in den Tracheenendzellen, die den von den Parenchymzellen abgesonderten Leuchtstoff aufnehmen sollen, während jene Zellen in der späteren Arbeit (186) gerade den dunklen Stellen, die Parenchymzellen aber den leuchtenden entsprechend angegeben werden. Bongardt (57) verglich bei *L. splendidula* die Zahl der Lichtpunkte mit der der Tracheenzellen und fand, daß die Zahl der letzteren die der ersteren bei weitem übertrifft.

d) Beobachtungen und Versuche an Leuchtkäfern.

Auch Heinemann erklärt die beim Auftreten und Verschwinden des Leuchtens in den Organen von *Pyrophorus* zu beobachtenden Erscheinungen, allerdings nicht sehr überzeugend, aus der Verteilung ihrer Tracheen. An den Brustorganen verbreitet sich das Licht vom Zentrum aus, um hier auch zuerst zu verlöschen, während es in dem Bauchorgan von den beiden abgerundeten Seitenecken ausgeht und dort auch am längsten bestehen bleibt. Am herausgeschnittenen Organ sah er das Licht stets in der oberflächlichen Schicht zuerst erlöschen, immerhin leuchtete es in feuchter Luft noch nach 24 Stunden mit stetigem, sanftem Lichte, wie es sich auch beim unverletzten Tiere im nicht wachenden Zustande von den Leuchtflecken des Prothorax verbreitete, während bei lebhafter Bewegung und beim Fluge die genauere Beobachtung ein An- und Abschwellen des intensiven Leuchtens ergab, wie es auch bei *Lampyris italica* (Peters) und schwächer bei *L. splendidula* (M. Schultze) beobachtet wurde.

Daß auch isolierte Leuchtorgane noch zu leuchten vermögen, war schon Spallanzani bekannt (s. 173, p. 444), der die herausgenommene Leuchtsubstanz von *Luciola italica* noch eine Zeitlang leuchten sah. Später sah Macartney (376) die isolierten Organe von *Lampyris* noch 48 Stunden lang unter Wasser leuchten, während sie nach Kölliker (312) im Wasser in 1—3 Stunden erloschen, wohl aber in feuchter Sauerstoffatmosphäre 24—36 und einmal 49 Stunden lang sich leuchtend hielten. Auch Peters hatte beim italienischen Johanniskäfer die Lumineszenz noch außerhalb des Tieres beobachtet, wie er auch das intermittierende Auffunkeln beschreibt, das bereits Spallanzani und Carus (89, s. 173, p. 503) in Gegensatz zu der stetigen Lichtentwicklung der Lucciolini, der Leuchtwürmer, bringt. Nach Peters folgen sich die einzelnen Funken mit Pausen verschiedener Dauer, meist aber 80—100 mal in der Minute, worauf gelegentlich für eine Weile nur ein matter Schein zurückbleibt. Auch nach den Beobachtungen von Verworn (615), der ebenfalls bei den fliegenden ♂ von *Luciola italica* das etwa alle Sekunden wiederkehrende Aufflammen und Erlöschen beobachtete, bleibt bei diesen Tieren doch auch im Ruhezustand stets noch ein schwacher kontinuierlicher Schein.

Auch bei tropischen Lampyriden ist das Leuchten nach Steche (562) diskontinuierlich und blieb es auch bei einem offenbar infolge Spinnengiftes leblosen Tiere; auf starken Druck hin verschwand es vollkommen, um in der CNK-Flasche noch für fast eine Stunde, jetzt aber als schwächerer und kontinuierlicher Schein wiederzukehren. Prowazek (s. 562) sah das intermittierende Leuchten auch nach

Abschneiden des Kopfes und des größten Teiles des Brustschildes verschwinden. Nach einigen Minuten setzte es dann wieder als kontinuierliches Licht ein und konnte durch Nadelstiche selbst 12 Stunden später noch vorübergehend verstärkt werden. Auch diese Tatsache spricht, wie schon STECHE hervorhebt, für einen Einfluß von Seiten des Zentralnervensystems.

Das rhythmische Funkeln, das nach CARUS mit dem Pulsschlage, nach anderen mit den Atmungsphasen synchron sein sollte, wird von manchen Forschern als vom Willen des Tieres abhängig bezeichnet, wie es auch von MACAIRE geschah, der (374, s. 173, p. 282) zuerst das Aufhören des Leuchtens bei *Luciola* nach Abtrennung des Kopfes erwähnt. MACAIRE (374) sah hiernach das Licht bei *Lampyris splendidula* ♂ in 5 Minuten allmählich verschwinden, doch kehrte es nach einigen Minuten wieder, um noch 2—3 Tage schwach fortzudauern. Bei *Luciola* beobachtete dann PETERS die gleiche Erscheinung, und auch VERWORN sah bei diesem Tiere nach Abschneiden des Kopfes das Licht erlöschen und nie mehr spontan aufblitzen, doch konnte er es durch mechanische Reizung der Schnittstelle oder Druck auf den Hinterleib wieder auslösen und kam so zur Annahme eines automatischen Zentrums für die Lichtproduktion im Schlundring von *Luciola italica*.

Die Frage nach dem Einfluß eines Willens auf die Leuchtfunktion kehrt bei den meisten Autoren wieder und steht in innigem Zusammenhange mit den histologischen und physiologischen Untersuchungen über die Innervation der Leuchtorgane. Diese war bereits MACAIRE (374) und TODD (595) bekannt, und wie MACAIRE und MEYEN (397, s. 173, p. 281), so betonen auch PETERS, JOUSSET DE BELLESME (44, p. 129) und andere den Einfluß des Willens auf den Leuchtprozeß.

Im Gegensatze zu den soeben erwähnten Versuchen wirkte nach KÖLLIKER, der die Leuchtorgane der Lampyriden als nervöse Apparate auffaßt und dadurch die Abhängigkeit ihrer Funktion vom Nervensystem hervorhebt, bei *Lampyris splendidula* das Abschneiden des Kopfes als ein Reiz, der wie auch das Zerdrücken des Kopfes, den Eintritt der Lichtentwicklung hervorrief (312, p. 220). Erneute Versuche müßten entscheiden, ob die Abtrennung des Kopfes bei bestehendem Leuchten hemmend wirkt, die verschwundene Lichtproduktion aber hervorzurufen vermag, und welche Funktion dabei dem Schlundringe zukommt. HEINEMANN (261) hat bereits in dieser Richtung Versuche gemacht, um die von BRÜCKE (78) aufgeworfene Frage zu entscheiden, ob der Einfluß des Nervensystems auf die Lichtproduktion der Lampyriden ein direkter oder indirekter sei. Während BRÜCKE (77), allerdings zum Teil auf Grund der irrtümlichen Beobachtungen von PANCERI über *Phyllirrhoë*, zur Annahme einer direkten Anregung der Lichtentwicklung neigt, gelangt HEINEMANN bei *Pyrophorus* zu einem anderen Ergebnis. Die elektrische Reizung des Bauchstranges hatte manchmal ein helles Leuchten, manchmal auch Hemmung des starken Leuchtens des Bauchorganes zur Folge. Nach der Durschneidung des Bauchstranges trat bei elektrischer Reizung desselben ein Leuchten nur ein, wenn erstere am oberen Rande des Leuchtorganes, nicht aber, wenn sie zwischen Metathorax und erstem Bauchsegment erfolgt war. Reizung des Bauchstranges in der Bauchhöhle war stets völlig wirkungslos. Daß

es sich in seinen Versuchen nicht um eine direkte Wirkung spezifischer Leuchtnerven handelte, vielmehr um eine Beeinflussung der Lichtentwicklung von seiten der Ateminnervation, glaubt Heinemann daraus schließen zu müssen, daß die Reizung des Bauchstranges nach Durchtrennung aller übrigen Teile niemals ein Leuchten hervorruft und daß ferner auch die Reizung der seitlichen Muskelmassen ein Aufleuchten des gleichseitigen Brustorganes veranlaßt, während auf Reizung des Bauchstranges hellstes Leuchten beider Brustorgane erfolgt, die gleiche Wirkung wie beim Einblasen von Luft.

Ein starkes Leuchten bei Reizung des zentralen Nervensystems hatte auch schon Humboldt (s. 173, p. 495) beobachtet, als er bei einem sterbenden *Elater noctilucus* ein Ganglion am vorderen Schenkel mit Zink und Silber berührte.

IX. Fische.

1. Die leuchtenden Arten.

Wenn ich in den vorhergehenden Kapiteln bestrebt war, auch die heutigen Kenntnisse vom Bau der Leuchtorgane möglichst vollständig zur Darstellung zu bringen, so muß ich mich in diesem Abschnitte über die Lichtproduktion bei den Fischen angesichts der gewaltigen Fülle des vorliegenden und allein schon in den zwei Prachtfolianten Brauers (70, 71) über die Tiefseefische der „Valdivia"-Expedition enormen Materials auf die Wiedergabe der wichtigsten anatomischen Befunde beschränken, um für eine vollständige Würdigung der physiologischen Tatsachen Raum zu behalten. Doch wollen wir versuchen, das Wesentliche über die in ihrer Lage, Größe, Form und Struktur so wunderbar mannigfaltigen Leuchtorgane mitzuteilen, von denen manche unter den 239 Arten von leuchtenden Fischen mehr als 1000 besitzen.

Die für die systematische Einreihung ihrer Träger so außerordentlich bedeutungsvolle Zahl und Verteilung der Leuchtorgane, wie sie in dem ganzen ersten Teile des Brauerschen Werkes (70) eingehendste Berücksichtigung finden, können uns hier naturgemäß nicht eingehend beschäftigen.

Nur wenige Arten von Fischen sind bisher leuchtend beobachtet worden, und wir wollen darum von vornherein hervorheben, daß die Leuchtorgane in den meisten Fällen ihren Namen nur der Analogie ihrer Strukturprinzipien mit denjenigen der Leuchtorgane der wirklich in leuchtendem Zustande gesehenen Fische oder anderen Tiere verdanken. Wenn es auch die Skepsis zu weit treiben hieße, an der Berechtigung dieser Analogieschlüsse zu zweifeln, so werden wir uns doch davon überzeugen, daß die Vorsicht vielleicht nicht immer bewahrt blieb, und wir werden demgegenüber den Beobachtungen am lebenden Tiere unser besonderes Interesse zuwenden.

Nach Brauer (71, p. 119) sind Leuchtorgane oder Organe, die wahrscheinlich Licht erzeugen, bisher bei folgenden 69 Gattungen mit 239 Arten gefunden worden:

I. Elasmobranchii.

Spinaciden *(Spinax niger, pusillus, granulosus, Laemargus borealis, rostratus, brevipennis, Isistius brasiliensis, Euprotomicrus Labordii, Centroscyllium granulosum, Fabricii, Paracentroscyllium ornatum).*

II. Teleostei.

1. Unterordnung Malacopterygii. 1) Familie Stomiatidae (*Astronesthes, Bathylychnus, Chauliodus, Idiacanthus, Stomias, Macrostomias, Melanostomias, Pachystomias, Dactylostomias, Echiostoma, Opostomias, Grammatostomias, Photonectes, Malacosteus, Photostomias, Eustomias, Bathylaco, Stylophthalmus*). 2) Familie Sternoptychidae (*Bonapartia, Gonostoma, Cyclothone, Yarrella, Photichthys, Vinciguerria, Ichthyococcus, Lychnopoles, Diplophos, Triplophos, Maurolicus, Valenciennellus, Argyropelecus, Polyipnus, Sternoptyx, Sternoptychides*). 3) Familie Scopelidae (*Ipnops, Scopelopsis, Myctophum, Neoscopelus*).

2. Unterordnung Apodes. Familie Saccopharyngidae (*Macropharynx*).

3. Unterordnung Acanthopterygii. 1) Familie Anomalopidae (*Photoblepharon, Heterophthalmus*). 2) Familie Batrachidae (*Porichthys*).

4. Unterordnung Pediculati. 1) Familie Ceratiidae (*Oneirodes, Ceratias, Melanocetus, Himantolophus, Aegaeonichthys, Diceratias, Caulophryne, Miopsaras, Mancalias, Dolopichthys, Linophryne*). 2) Familie Gigantactinidae (*Gigantactis*). 3) Familie Antennariidae (*Chaunax*). 4) Familie Malthidae (*Malthopsis, Halicmetus, Dibranchus, Dibranchichthys, Coelophrys, Halieutaea, Halieutopsis, Dibranchopsis*).

Ferner soll Fürst ALBERT VON MONACO (414) einen leuchtenden Tiefseefisch, *Halasauropsis macrochir*, erwähnen, der längs der Seitenlinien Leuchtorgane trägt, mit denen er nach Belieben mittels einer Anzahl von Membranen, die nach Art der Augenlider beweglich sind, einen Lichtschimmer hervorbringen und wieder verlöschen kann.

DITTRICH (126) nennt noch *Hemiramphus lucens* von der Molukkenküste (nach 382) und *Coccia ovata*. Die Angabe von RISSO (513, s. 173), daß *Orthagoriscus* (*Cephalus, Tetraodon*) *Mola* unter der Haut eine weiß leuchtende Substanz habe, und daß *Trigla lucerna* leuchtende Spuren hinter sich lasse, finde ich nirgend mehr bestätigt. Bei den fliegenden Fischen scheint keine selbständige Lichtproduktion vorhanden zu sein; TILESIUS (605) führt das weiße Licht, das SMITH bei Flugfischen sah, auf ihren Schuppenglanz zurück, und die von WEITLANER (630) gefangenen, die in der Aftergegend leuchteten, hatten im Rachen, Magen und Darm einen zusammenhängenden Eierklumpen, der im Dunkeln lebhaft grün phosphoreszierte. MÖBIUS (s. 569) fand im Darm eines fliegenden Fisches blaugrün leuchtende Crustaceen.

2. Selachier (Elasmobranchier).

Nach EHRENBERG (173, p. 470) berichtet RISSO 1810 (513), daß *Chimaera arctica* (*monstrosa*) aus den Poren der Schnauze einen leuchtenden Schleim ausschwitze. KELLER (301) erwähnt *Centrophorus chalceus* als leuchtenden Tiefseehai. Eine genauere Beschreibung gibt BENNETT (46, p. 100 u. 257, s. JOHANN, 288) von der Lumineszenz bei *Squalus fulgens* (oder *Isistius brasiliensis, Scymnus fulgens* oder *Leius ferox* KNER), den er in der australischen See nach dem Fang noch 3 Stunden in einem Aquarium beobachtete. Die ganze untere Fläche des Körpers und des Kopfes phosphoreszierte in lebhaftem grünlichen Lichte, das nur einen schwarzen Ring an der Kehle frei ließ und nach dem Tode nach und nach verschwand. Nach MAC INTOSH (382) sah BENNETT das Leuchten noch mehrere Stunden nach dem Tode andauern. BENNETT ist geneigt, anzunehmen, daß die Leuchtkraft des Haies auf einer besonderen Sekretion der Haut beruhe, und hebt die Gleichmäßigkeit, mit der das Licht an bestimmten Stellen des Körpers und der Flossen seinen Sitz hatte, hervor.

Von zwei anderen Autoren wird das Leuchten von *Spinax niger* verbürgt. Th. Beer (s. 288) entdeckte es gelegentlich seiner Augenspiegeluntersuchungen in Neapel an einem schon stark verletzten Tiere, dessen ganze Bauchseite von der Schwanzflosse bis an das Maul in schwachem grünlichen Schein erglomm, der jedoch in kurzen Intervallen verschwand und wiederkam. Mechanische Reizung brachte keine Veränderung des Leuchtens oder Nichtleuchtens hervor, während elektrische Reizung Leuchten auszulösen schien, doch nicht mehr vom Rückenmark aus am moribunden Tiere. Auch Burkhardt (82, s. 563) erhielt in Neapel einige Exemplare von *Spinax niger*, er erwähnt aber nur „the splendor of the spectral colours which these fishes exhibited".

Als die Leuchtorgane von *Spinax niger* betrachtet Johann (288) eigentümliche epitheliale Gebilde, die sich als braun bis schwarz gefärbte Punkte und Striche am ganzen Körper und vorwiegend an seiner Unterseite verteilen und die sich mikroskopisch als halbkugelige Einsenkungen der Epidermis in die Cutis darstellen. Auf dem Flächenschnitt dieser von einem schalenförmigen Blutsinus umgebenen Organe zeigen sich innerhalb einer Basalmembran einige kreisförmig angeordnete Lagen von Zellen, deren innerste, die Leuchtzellen, von einem Gewölbe von Palisadenzellen umschlossen sind und in ihren oberen Lagen durch Zylinderzellen von der Basalmembran abgetrennt werden. Jenseits eines schalenförmigen Blutsinus, der den in die Cutis eingesenkten Teil des Organs umgibt, findet sich ein Geflecht von Pigmentsträngen, wie es auch innerhalb der Basalmembran vorhanden ist. Von den Leuchtzellen unterscheidet Johann noch als eine andere Art von Drüsenzellen die Linsenzellen, die er wegen ihrer Linsenform, nicht wegen einer etwaigen Linsenfunktion so bezeichnet. Möglicherweise soll auch das Sekret dieser Linsenzellen Leuchtkraft besitzen. Nervenfasern ließen sich niemals direkt in ein Leuchtorgan hinein verfolgen. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen von Johann wurden von Brauer (71) bestätigt.

Die Gründe, aus welchen Johann diesen Organen die Leuchtfunktion zuschreibt, sind nicht besonders glücklich gewählt, zumal er sich mehrfach auf Panceris bereits oben als irrtümlich nachgewiesene Ergebnisse an *Phyllirrhoe bucephala*, ferner auf Dubois und besonders auch darauf beruft, daß nach Rawitz das Leuchtsekret von *Pholas* in Alkohol löslich sei, wie er es auch bei *Spinax* gefunden haben will. Ich konnte bei Rawitz (498) eine derartige Angabe nicht finden. Es dürfte bisher überhaupt wohl noch nicht möglich sein, aus dem mikroskopischen und speziell tinktoriellen Verhalten von Drüsenzellen und ihrem Inhalte bindende Rückschlüsse für oder gegen ihre Leuchtfunktion zu ziehen. Ferner stimmt auch die Verteilung der Organe nicht ganz mit Beers Beobachtung am lebenden Tiere überein, welche die Beschränkung des Leuchtens auf die Bauchseite ergab, während nach Johann auch dorsal einige Reihen solcher Organe zu finden sind.

Indessen sprechen auch keine triftigen Gründe gegen die Leuchtfunktion dieser modifizierten Drüsen, die Johann übrigens auch bei *Leius ferox* nachweisen konnte, während dies bei anderen Selachiern — übrigens auch bei *Chimaera*, die ja ebenfalls angeblich leuchtet — nicht gelang. Es soll daher die Annahme dieser Leuchtorgane keineswegs von der Hand gewiesen, vielmehr nur zur erneuten Nachprüfung, besonders am lebenden Hai, empfohlen werden.

3. Teleostier, Knochenfische.

Bevor wir es versuchen, die unendlich mannigfaltigen Leuchtorgane der Tiefseefische in ihren Haupttypen darzustellen, wollen wir unsere Aufmerksamkeit einigen Leuchtfischen der Litoralregion zuwenden, deren Lichtproduktion unter natürlichen und experimentellen Bedingungen untersucht werden konnte. Die Kenntnis ihrer ziemlich primitiven Organe und deren Funktion wird am besten geeignet sein, uns vor einer zu schematischen Auffassung vom Mechanismus der Lumineszenz bei den Fischen und im ganzen Organismenreiche zu bewahren.

In einem alten, jetzt vom Meere ausgefüllten Kraterbecken der Banda-Inseln im malayischen Archipel, besonders in einer den Strömungen des Gezeitenwechsels ausgesetzten Rinne, die das Kraterbecken mit dem Meere verbindet, leben zwischen den Korallenfelsen in Scharen zwei Leuchtfische, *Anomalops katoptron* (*Heterophthalmus katoptron* BLEEKER, *Anomalops Graeffei* KNER) und *Photo-*

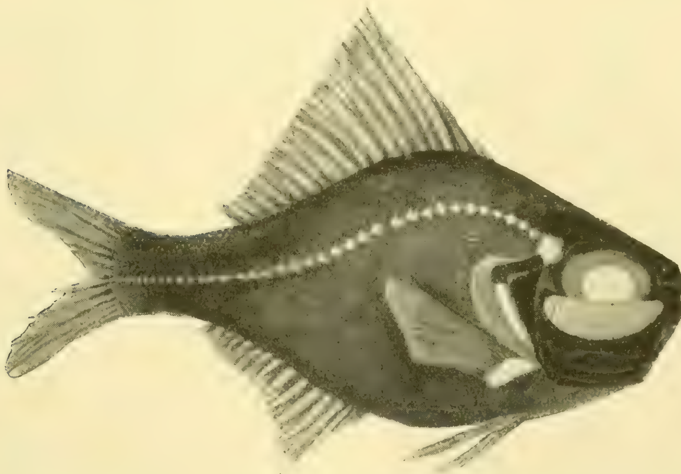


Fig. 62. *Photoblepharon palpebratus.* Skizze nach dem Leben. (Nach STECHE.)

blepharon palpebratus (*Sparus palp.* BODDAERT). Sie sind, wie sonst nur viele Tiefseeformen, schwärzlichbraun gefärbt, haben ungewöhnlich große Augen und unter jedem Auge in einer tiefen Grube ein Leuchtorgan (s. Fig. 62), das über 1 cm Länge und $^1/_{10}$—$^1/_8$ der Körperlänge erreichen kann. Die Vermutung GÜNTHERS (241), daß es sich um Leuchtorgane handle, wurde zuerst von VORDERMANN (621) und dann auf der Siboga-Expedition von WEBER (628, 629) bestätigt, vor allen aber verdanken wir STECHE (561, 563) eine ausgezeichnete Untersuchung über den Bau der Organe und ihre merkwürdige Funktion. Die Struktur der Leuchtorgane ist bei beiden Formen prinzipiell die gleiche. Den wichtigsten Teil bildet der Leuchtkörper (Fig. 63), eine modifizierte Hautdrüse, die aus einem Komplex von einzelnen parallel angeordneten acinösen Drüsen besteht, deren jede ihr Sammelbecken und einen nach außen mündenden Ausführgang aufweist. Die Zellen am Grunde sind groß und plasmareich (Fig. 64) und zeigen

lebhafte Zellteilung, während nach außen hin ein durchsichtiges Sekret und Vakuolenbildung vorwiegt. Das grünliche Licht des Leuchtkörpers wird von einem an der Rückseite desselben befindlichen Reflektor, der aus langen Bindegewebszellen besteht, zurückgeworfen, und zwar beruht die reflektierende Kraft auf eingelagerten doppelbrechenden Kristallen (Guanin?), nach deren Auflösung der Glanz verschwindet.

Da die Leuchtorgane bis an die Pupille reichen (Fig. 62), so überblickt der Fisch gerade den Lichtkegel seines Scheinwerfers, wobei das Auge selbst durch den Pigmentmantel (Fig. 63 *P*) des Leuchtorgans geschützt ist. Die Außenseite des Organs ist durchscheinend hellgelb und vom unteren Rande her von roten Venen überzogen. Eine Arterie tritt zusammen mit einem Nerven in das umhüllende Bindegewebe ein, ihre Verzweigungen durchsetzen den Reflektor und dringen zwischen die Drüsenschläuche ein. Der ziemlich starke Leuchtnerv entstammt dem Trigemino-Facialiskomplex, seine Endverzweigungen ließen sich nicht nachweisen.

Am oralen Ende sind die Organe nach Steche an einem langen Knorpelstiel (*K*) befestigt, um den bei *Anomalops* durch Muskelwirkung eine derartige Drehung stattfinden kann, daß die leuchtende Fläche gegen den Boden der Augenhöhle zugekehrt wird. Wir finden hier also eine höchst bemerkenswerte Fähigkeit, das Licht abzublenden, eine Funktion, die bei *Photoblepharon* in ganz anderer Weise, nämlich durch Hochziehen einer schwarzen Hautfalte vor das Leuchtorgan, erfüllt werden kann.

Diese Abblendung des Lichtes führt uns zu der im Tierreich einzigartigen Erscheinung, daß in den Leuchtorganen von *Anomalops* und *Photoblepharon* eine ununterbrochene Lichtproduktion stattfindet, eine Tatsache, die uns an anderer Stelle noch beschäftigen wird. Schon Weber (629) war es bekannt, daß selbst die herausgeschnittenen Leuchtorgane der beiden Fische noch stundenlang ihre Leuchtkraft bewahren, und Steche berichtet, daß sich das Licht der von den Malayen als Fischköder benutzten isolierten Organe bei *Anomalops* noch einige Stunden und bei *Photoblepharon* eine ganze Nacht erhält. Auch im Leben erwies sich das Leuchten von *Anomalops* und *Photoblepharon* verschieden. Steche konnte bei *Photoblepharon*, der als Grundfisch unbeweglich zwischen den Korallen stehen bleibt, vom Boot aus im Laufe einer halben Stunde keinen Wechsel der Lichtintensität dieser marinen Glühlämpchen beobachten, die auch bei Tage ungeschwächt fortleuchten, während bei dem meist umherschwimmenden *Anomalops* das Licht etwa alle 10 Sekunden für 5 Sekunden abgeblendet wurde. Bei den Versuchstieren war durch keinerlei Reize eine Aenderung der Lichtstärke zu erzielen.

Die Lichtentwicklung findet im Innern des Drüsenkörpers statt, und eine Entleerung leuchtenden Sekretes kommt normalerweise nicht vor, es scheint also nur das verbrauchte Sekret abgeschieden zu werden. Doch gibt Vordermann an, daß seine Fingerspitzen beim Herauspräparieren der Leuchtorgane für einige Augenblicke leuchtend blieben; es hatte dies wohl seinen Grund darin, daß dabei etwas Sekret gerade während des Ablaufs seiner Leuchtfunktion herausgepreßt wurde.

Von diesen offenen, d. h. mit Ausführgängen versehenen Leuchtorganen weichen nun in Bau und Funktion diejenigen eines Vertreters einer anderen Acanthopterygierfamilie höchst wesentlich ab. Nachdem zuerst Solger (554) den Aufbau der Leuchtorgane von *Porichthys*

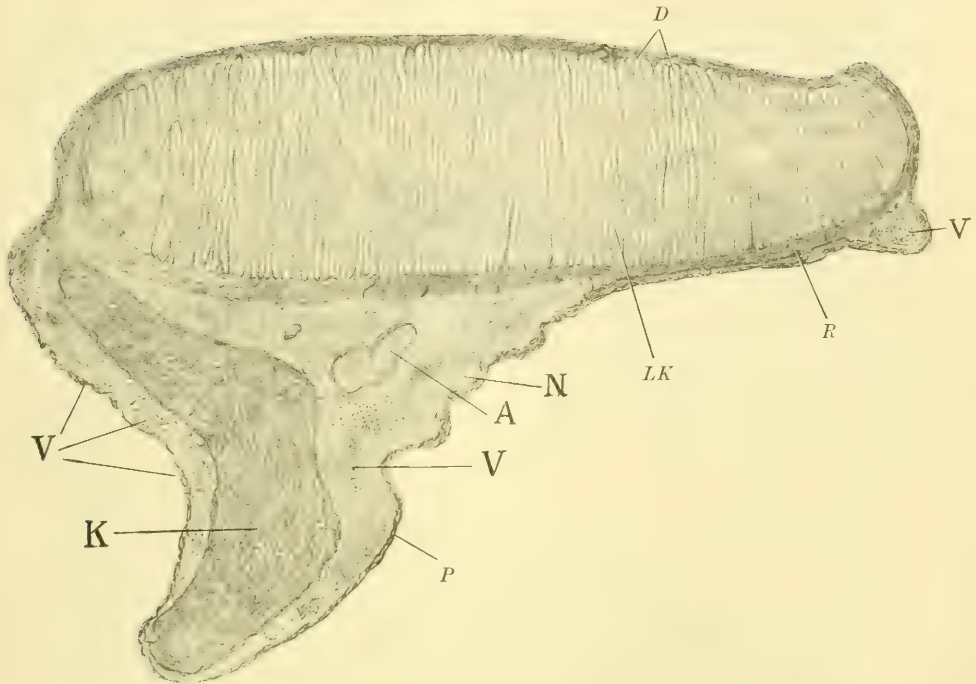


Fig. 63. Leuchtorgan von *Photoblepharon palpebratus.* Querschnitt. *LK* Leuchtkörper, *R* Reflektor, *P* Pigmentmantel, *D* Drüsenschläuche, ihre Ausführgänge nicht deutlich, *A* Arterie, *V* Vene, *N* Nerv, *K* Knorpelstiel.

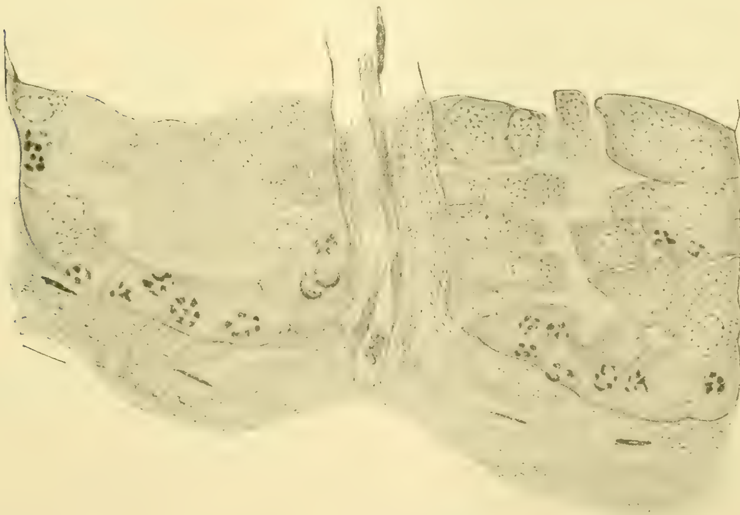


Fig. 64. Unterster Abschnitt zweier Drüsenschläuche des Leuchtorgans von *Anomalops.* (Nach STECHE.)

porosissimus beschrieben hatte, einen von der Lederhaut allseitig umschlossenen linsenförmigen Zellkomplex, der in einer schalenförmigen, bindegewebigen, konzentrisch gestreiften und längs des Randes pigmentierten Unterlage ruht, nachdem ferner EIGENMANN (177) über Leuchtflecken bei *Porichthys margaritatus* berichtet hatte, stellte GREENE (235), dem *Porichthys nautopedium* JORDAN und außer einer weiteren Art noch *P. notatus* GIRARD zur Verfügung standen, eingehendere Untersuchungen über die Leuchtorgane, besonders des letztgenannten Oberflächenfisches an, der sich an der pacifischen Küste von Sitka bis Panama häufig findet. Die in bestimmter Weise in Reihen angeordneten und an Zahl individuellen Schwankungen unterworfenen Organe, deren embryonale Entwicklung GREENE verfolgen konnte, entstehen durch lokale Zellproliferationen der Epidermis und lassen beim erwachsenen Tiere (s. Fig. 65) einen Drüsenkörper, eine oberflächlichere Zellgruppe, die GREENE als Linse bezeichnet, einen Reflektor und Pigmentmantel unterscheiden. Die Drüse ist reichlich mit Gefäßen versorgt, während sich eine spezifische Innervation der Organe nicht nachweisen ließ. Ueber die Linsenfunktion hat GREENE am frischen Material und an herauspräparierten Linsen dankenswerte Versuche angestellt, welche ergaben, daß Sonnenlicht bei jeder Stellung der Organe in den gleichen Punkt, und zwar etwa in der Entfernung von $^1/_4$ bis $^1/_2$ des Linsendurchmessers, reflektiert wird.

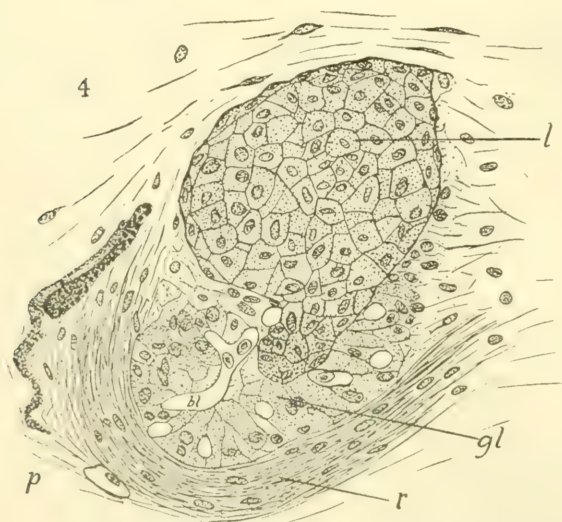


Fig. 65. Querschnitt durch ein Leuchtorgan eines ausgewachsenen *Porichthys notatus*. *l* Linse, *gl* Drüse, *r* Reflektor, *p* Pigment, *bl* Blutgefäß. (Nach GREENE.)

Wie sich die Leuchtorgane im Bau durch den Besitz einer Linse von denjenigen bei *Anomalops* und *Photoblepharon* unterscheiden, so teilt *Porichthys* im Gegensatz zu diesen auch die Funktionsweise seiner Organe mit den Tiefseefischen, da spontanes Leuchten auch bei ihm nach GREENES Aquarienbeobachtungen nicht vorkommt, vielmehr erst durch Reize hervorgerufen werden mußte. Erst als ein Fisch gegen die Wand gedrückt wurde, trat schwaches Leuchten ein; am besten ließ es sich aber hervorrufen durch Einbringen der Tiere in Ammoniak-Seewasser, worin nach etwa 5 Minuten eine Lichtproduktion auftrat, um im Laufe von 20 Minuten allmählich wieder zu erlöschen. Auch Reiben mit der Hand steigerte stets das Leuchten, das übrigens durch Ammoniakwasser auch nach 5—6 Stunden noch bei solchen Organen hervorgerufen werden konnte, die mit einem Stück des Fisches heraus-

geschnitten waren. Auch durch starke elektrische Reizung ließ sich die Lumineszenz in allen Organen der verschiedenen Reihen anregen.

Die Leuchtorgane der Tiefseeteleostier sind bis zur Klarstellung ihrer Funktion durch gelegentliche Beobachtungen am lebenden Tiere verschiedenen Deutungen unterworfen gewesen. Zwar bezeichnete sie bereits COCCO (106) bei *Gonostoma* und *Myctophum* als punti luminosi oder apparecchio lucido, doch hält es BRAUER (71) für möglich, daß er nur das Glänzen des Reflektors gesehen habe. LEUCKART (346) bezeichnet sie als Nebenaugen, und LEYDIG (351) konnte sich, obgleich er bereits die Beobachtung von WILLEMOES-SUHM (641) kannte, der einen *Sternoptyx* wie einen leuchtenden Stern im Netz hatte hängen sehen, nicht von der Anschauung frei machen, daß diese augenähnlichen Organe pseudoelektrische oder wirklich elektrische Organe darstellen. Auch denkt er an Organe des sechsten Sinnes (350). USSOW hielt die Organe bei *Chauliodus Sloanii* für wirkliche Augen (607, s. 447, 713). PAGENSTECHER nennt sie Pseudoaugen. Bei einem sterbenden *Myctophum* (*Scopelus*) beobachtete weiter GÜNTHER (s. EMERY, 185) ein intermittierendes Leuchten, das von jenen Organen ausging, GUPPY (243) sah ebenfalls bei einem solchen von den perlenartigen Organen der Pectoralgegend eine Lumineszenz ausgehen. Im Challenger-Narrative berichtet WYVILLE THOMSON (584), daß die Lichtproduktion in den Leuchtorganen bei zwei Arten von Sternoptychiden beobachtet wurde. GRASSI sah *Argyropelecus hemigymnus* und *Chauliodus Sloanii* leuchten (s. GATTI, 214). Bei Myctophiden konnte auch NISSEN (s. 71) noch stundenlang im Aquarium die Leuchtpunkte in hellgrünlichem Lichte erglänzen sehen.

Nach EMERY (185, s. auch 71) soll ferner VAILLANT ein Leuchten von *Stomias* und *Malacosteus* beobachtet haben. Auch *Astronesthes* sah VANHÖFFEN (611, s. 71) an der Bauchseite von grünlichem Licht umflossen, das beim Anfassen mit der Pinzette noch intensiver wurde. Auf dieses Tier bezieht sich auch bereits die erste Angabe über leuchtende Fische von REINHARDT (505, s. 126 u. 71), der bei zwei *Astronesthes Fieldii* ein lebhaftes Leuchten teils an der Stirn, teils am Rücken konstatierte. Weitere Feststellungen über die Lichtproduktion in den als Leuchtorgane angesprochenen Gebilden der Fische verdanken wir CHUN (100, p. 566; s. auch BRAUER, 71, p. 130), der *Bathylychnus*, *Idiacanthus fasciola* und besonders das dreieckige postorbitale Organ von *Melanostomias melanops* (Fig. 66) auf der Valdivia-Expedition leuchten sah.

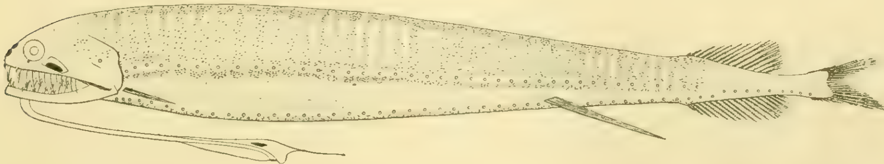
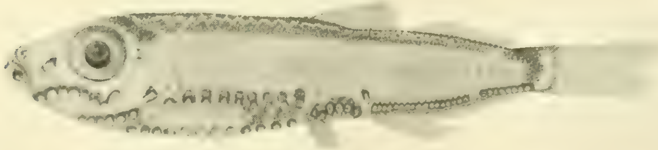


Fig. 66. *Melanostomias melanops.* (Nach BRAUER.)

Die einzigen etwas eingehenderen Untersuchungen an lebenden Tiefseefischen habe ich (385, 387) in Neapel ausführen können, wo ich einige Exemplare von *Maurolicus Pennantii* (*M. amethystinopunctatus, M. Mülleri, M. borealis, Argentina Pennantii, Scopelus borealis,*

Sc. maurolici, Sc. Humboldti, s. 290) über eine Stunde lang im Aquarium beobachten konnte. Die zahlreichen Leuchtorgane dieses Fischchens zeigen die in Fig. 67 wiedergegebene Anordnung. Sie sind, wie auch aus den Arbeiten von LEYDIG, EMERY, LENDENFELD, BRAUER und ferner von USSOW (607), EMERY, CHIARINI und GATTI und GATTI (214) hervorgeht, verschieden kompliziert gebaut. Besonders charakteristisch ist die Struktur der am tiefsten ventral im mittleren Teil des Körpers liegenden Organe, wie sie aus der Fig. 68 ersichtlich ist. Ich hatte den von BRAUER und anderen als Gallertkörper bezeichneten Teil als Linse (*l*) gedeutet und möchte auch jetzt noch, zumal unter Hinweis auf die oben erwähnten Versuche von GREENE mit der herauspräparierten Linse von *Porichthys*, eine Linsenfunktion dieses Gallertkörpers für das Wahrscheinlichste halten. Im übrigen erfreut sich die Bezeichnung Linse bei den Leuchtorganen der verschiedensten Tierklassen einer ziemlich bunten Anwendung, da ihr zum Teil eine hypothetisch funktionelle Bedeutung, zum Teil aber auch die Gestalt dieses Körpers oder seiner Zellen, oder endlich nur eine Durchführung der Analogie des Leuchtorgans mit dem Auge zugrunde liegt. Von der Funktion des Reflektors, der sich hier in einen äußeren und inneren teilt und



Fig, 67. *Maurolicus Pennantii.* (Nach MANGOLD.)

aus doppelbrechenden Fasern besteht (MANGOLD, 387), wird noch in dem Kapitel über Farbe und Farbwechsel die Rede sein. Fig. 69 zeigt die glänzenden Lichtkegel, die auf dem äußeren Reflektor entstehen, und beweist zugleich die vollkommene Durchsichtigkeit des Inhaltes des äußeren Reflektortrichters, die sich am getrockneten Tiere übrigens jetzt bereits jahrelang erhalten hat; man müßte denn annehmen, daß sich der äußere Teil des Drüsenkörpers und die Drüsenkappe gleich beim Eintrocknen bis in den inneren Hohlraum der Organe durch Schrumpfung zurückgezogen hat. STECHE (563, p. 390) fand in diesem Verhalten, wie in der von GREENE berichteten Tatsache, daß die Leuchtdrüsen bei *Porichthys* in Alkohol teilweise aufgelöst erscheinen (235, p. 678), einen Gegensatz zu seinen Erfahrungen bei *Anomalops*, wo der Leuchtkörper stets beim Abtöten gerinnt, und sieht darin eine Stütze für seine Anschauung von der verschiedenen Beschaffenheit des Plasma der Linsen- und Leuchtzellen. Auch der innere Teil des Drüsenkörpers muß offenbar durchsichtig sein, und der innere Reflektor muß das hier produzierte Licht durch die Trichteröffnung (s. Fig. 68 *o*) nach außen werfen. Daß tatsächlich auch jenseits derselben Licht nach außen reflektiert werden kann, zeigt das eine der vier in Fig. 69 gezeichneten Organe (385, p. 593).

Ein spontanes Leuchten konnte ich nun bei *Maurolicus* nicht beobachten, doch hatte starke mechanische oder elektrische Reizung stets ein Leuchten zur Folge, das zunächst in den der Reizstelle be-

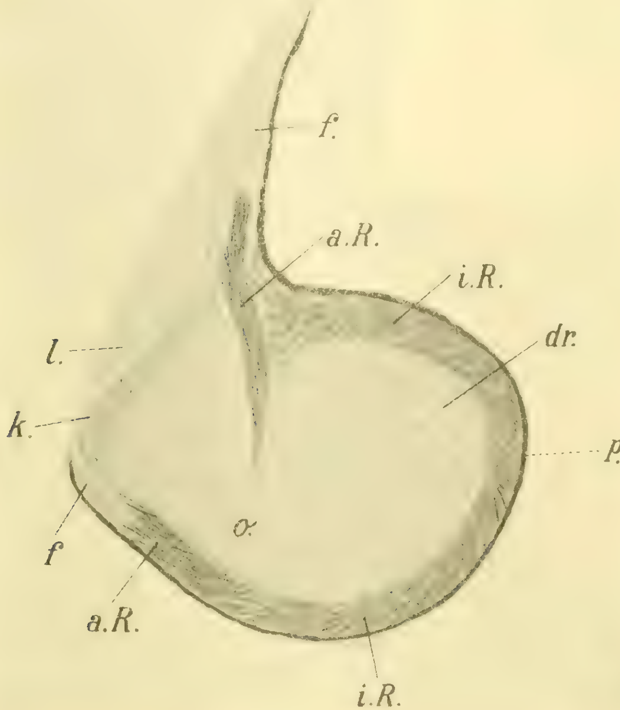


Fig. 68. Querschnitt durch ein Leuchtorgan von *Maurolicus*. *dr* Drüsenkörper, *k* Drüsenkappe, *l* Linse, *f* Bindegewebsfasern, *a.R.* äußerer, *i.R.* innerer Reflektor, *p* Pigment. (Nach MANGOLD.)

nachbarten Organen und gleich darauf auch in anderen auftrat. Gegen chemische Reize zeigte sich eine auffallende Indifferenz, selbst verdünnte Schwefelsäure rief keine Lumineszenz hervor, die jedoch beim Einbringen eines Tieres in Süßwasser auftrat und lange andauerte.

Auf die über die Wirkung der Reize und die Beteiligung des Nervensystems beim Leuchtvorgang in meiner

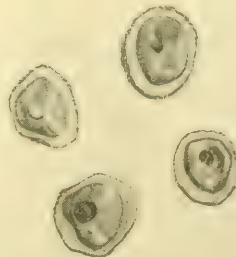


Fig. 69. Vier Leuchtorgane von *Maurolicus*. $^{16}/_{1}$. (Nach MANGOLD.)

Arbeit geäußerten Anschauungen werden wir an geeigneter Stelle noch zurückkommen.

Die Lumineszenz von *Maurolicus* ist übrigens kürzlich auch von Kiernik (306) in Bergen aufs neue festgestellt worden.

Nachdem wir im vorhergehenden im Anschluß an Brauer und die ältere Literatur einen Ueberblick über die Verbreitung von Leuchtorganen im Reiche der Fische gewonnen und auch die Funktion der verschiedenartigen Leuchtorgane und ihrer Hilfsapparate kennen gelernt haben, soweit uns die physiologischen Untersuchungen von Steche, Greene und Mangold darüber Auskunft gaben, soll uns jetzt noch Verteilung und Bau der Leuchtorgane der Tiefseefische beschäftigen. Schon eine gedrängte Auswahl aus der überreichen Fülle von Tatsachen, die uns Brauer erschlossen, wird ein Bild von unendlicher Mannigfaltigkeit vor uns entrollen.

Wie außerordentlich verschieden Zahl und Anordnung der Leuchtorgane ist, geht schon daraus hervor, daß von den 70 Arten der Gattung *Myctophum* nicht zwei in dieser Beziehung übereinstimmen, was eben auch wieder für ihre systematische Bestimmung maßgebend ist. Nach der Lage der Leuchtorgane im Körper unterscheidet sie Brauer bei den Myctophiden (s. Fig. 70) als Maculae pectorales

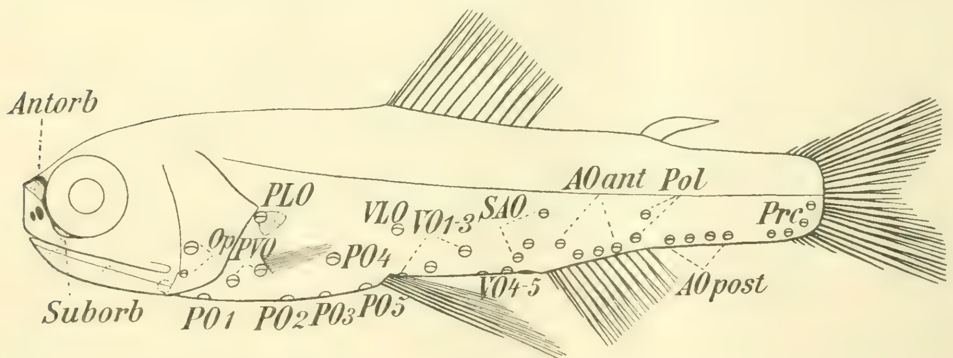


Fig. 70. Leuchtorgane der Myctophiden. (Nach Brauer.)

(*PO*), subpectorales (*PVO*), ventrales (*VO*), anales (*AO*), anales anteriores (*AO ant*) anales posteriores (*AO post*), posterolaterales (*Pol*), praecaudales (*Prc*), suprapectorales (*PLO*), supraventralis (*VLO*), supraanales (*SAO*), antorbitales (*Antorb*), suborbitales (*Suborb*), postorbitales (*Postorb*).

Die Zahl und Anordnung der Leuchtorgane kann bei jungen und alten Tieren sehr verschieden sein, wie es sich bei *Argyropelecus affinis* (s. Fig. 71) nachweisen ließ. Bei anderen Formen, so bei *Melanostomias melanops* (s. Fig. 66) sind außer den mit Pigmentmantel versehenen Leuchtorganen verschiedener Größe noch zahllose unpigmentierte punktförmige Organe über fast den ganzen Rumpf und auch die Flossen verteilt. *Chauliodus* (Fig. 72) trägt auf jeder Schuppe zwei oder seltener ein kleineres Leuchtorgan.

Eine Uebersicht über den Bau der Leuchtorgane ergibt als einzige vollkommen unerläßliche Gewebselemente Drüsenzellen, die auch deshalb und in Analogie mit den Leuchtorganen anderer Tiere als die das Licht produzierenden Teile angenommen werden. Dazu kommen aber meistens noch verschiedene akzessorische Teile, deren Funktionen wie die der bindegewebigen Hülle, des Pigmentmantels und des Reflektors ohne weiteres verständlich erscheinen, während

die Bedeutung der als linsenförmige Körper bezeichneten Drüsenzellen, insbesondere die Frage nach ihrer Beteiligung an der Lichterzeugung und danach, ob ihnen oder vielmehr dem als Gallertkörper dem Leuchtorgan vorgelagerten Gewebe eine Lichtfunktion zukommt, wohl noch der weiteren Beachtung und Prüfung bedarf. Die den Binnenkörper dieser modifizierten Drüsen zusammensetzenden Teile, Drüsenkörper und Linsenkörper, entstehen aus gemeinsamer ektodermaler Anlage, während alle übrigen Teile mesodermalen Ursprunges sind. Phylogenetisch haben sich die Organe aus den Schleimzellen oder sogenannten einzelligen Drüsen der Epidermis entwickelt (BRAUER, 71, p. 126).

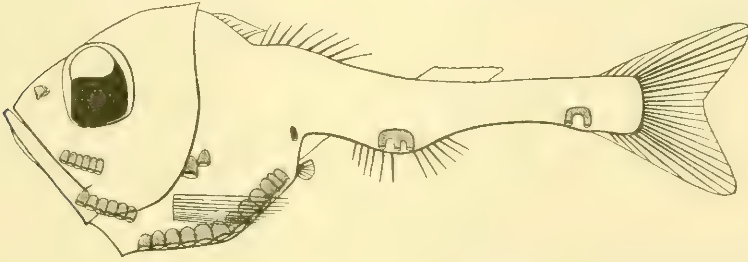


Fig. 71. *Argyropelecus affinis.* Exemplar von 0,835 cm Länge. (Nach BRAUER.)

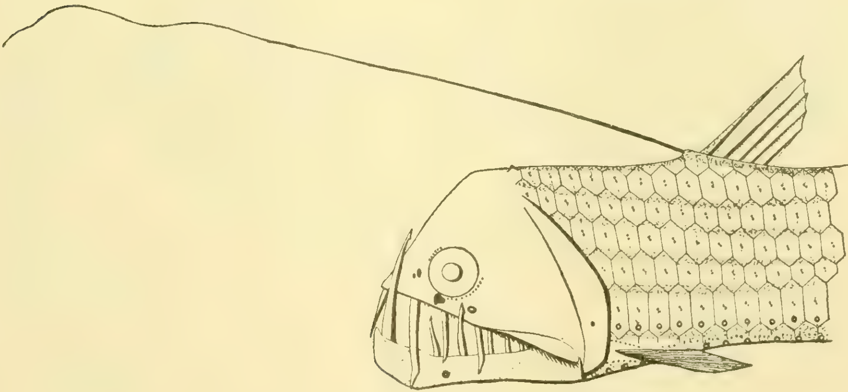


Fig. 72. *Chauliodus Sloanii.* (Nach BRAUER.)

Blutgefäße und Nerven ließen sich bei sehr vielen Arten in den Leuchtorganen überhaupt nicht nachweisen, während sie in anderen Fällen leicht erkennbar waren, so daß BRAUER beispielsweise für die Myctophiden eine Innervation sämtlicher Organe annimmt. Die feineren Verzweigungen entzogen sich aber auch hier, wie bei STECHES Untersuchungen an *Photoblepharon* und *Anomalops*, der weiteren Verfolgung. Die Beobachtung, daß der zum Suborbitalorgan von *Echiostoma barbatum* gehende mächtige Ast des Trigeminus von einem bei anderen Fischen nicht vorkommenden „Lobus Phosphorios“ an der ventralen Seite des Lobus opticus entspringt (v. LENDENFELD, 340), steht noch völlig vereinzelt da.

Betrachten wir nun den mikroskopischen Bau der auch in ihrem makroskopischen Bilde außerordentlich mannigfaltigen Leuchtorgane, so finden wir als einfachste Form kleine einfache pigmentlose Organe (Fig. 73), die nur aus einer Gruppe von Drüsenzellen (*dr*) in einer bindegewebigen Hülle (*b*) bestehen. Bei



Fig. 73. Einfaches unpigmentiertes Organ von *Stomias Valdiviae.* (Nach Brauer.)
Fig. 74. Einfaches pigmentiertes Organ von *Stomias Valdiviae.* (Nach Brauer.)
Fig. 75. Kleines pigmentiertes Organ von *Stomias Valdiviae* mit zentralem Lumen. $^{230}/_{1}$. (Nach Brauer.)

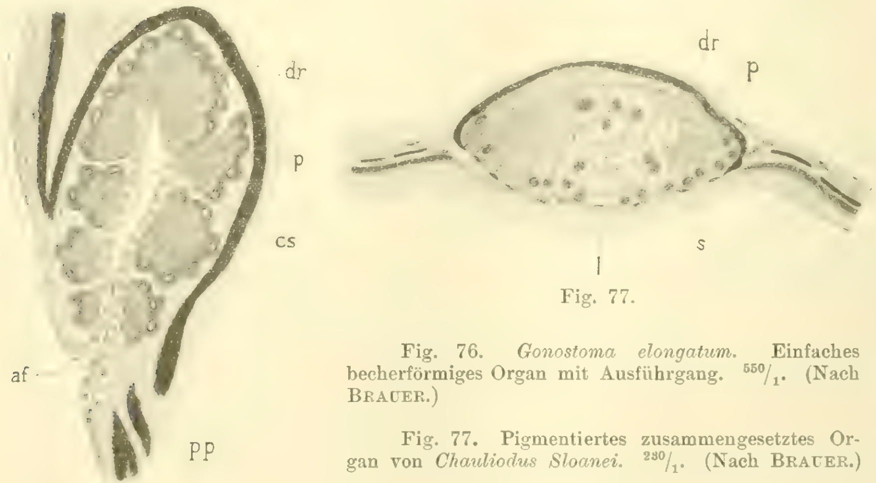


Fig. 76. *Gonostoma elongatum.* Einfaches becherförmiges Organ mit Ausführgang. $^{550}/_{1}$. (Nach Brauer.)

Fig. 77. Pigmentiertes zusammengesetztes Organ von *Chauliodus Sloanei.* $^{230}/_{1}$. (Nach Brauer.)

den kleinen einfachen pigmentierten becherförmigen Organen (Fig. 74) tritt ein Pigmentmantel hinzu. Im Innern des Drüsenkörpers kann hier auch ein Lumen vorhanden sein (Fig. 75), das jedoch nicht in einen Ausführgang mündet. Ein solcher findet sich indessen bei den Sternoptychiden, deren Organe ihren Sitz zum Teil auf dem Kiemendeckel, der Kiemendeckelmenbran und dem Unterkiefer haben und danach als operculare, branchiostegale und mandibulare unterschieden werden, und deren kleine einfache pigmentierte becherförmige Organe mit einem Ausführgang und zentralem Sinus (Fig. 76) versehen sind. Die kleinste Form der zusammengesetzten Organe, deren Binnenkörper außer den Drüsenzellen noch andere Zellen enthält, die als Linsenkörper (*l*) bezeichnet wurden, zeigt Fig. 77. Bei manchen Organen (Fig. 78) teilt sich der Drüsenkörper in einen proximalen (*dr*) und einen distalen (*dr*¹) Teil, welche den Linsenkörper zwischen sich nehmen, so daß dieser eine zentrale Lage erhält. Während bei dieser

Lage von einer der Aussendung des Lichtes zugute kommenden lichtbrechenden Wirkung des linsenförmigen Körpers wohl kaum die Rede sein kann, scheinen hierfür die Verhältnisse in anderen Fällen, die an *Porichthys* erinnern, günstiger (Fig. 79), doch ist die Wahrscheinlichkeit wohl bedeutend größer, daß sich diese Zellen auch an der Lichterzeugung beteiligen. Eine Linsenfunktion mag vielleicht dem Gallertkörper (g) zukommen (s. Fig. 79), den ich in meiner Abbildung eines Leuchtorganes von *Maurolicus* (s. Fig. 63) als Linse bezeichnet habe. Die gleiche Auffassung erscheint mir auch bei Betrachtung der Fig. 80 sympathischer, in der sich der Linsenkörper in einen zentralen und peripheren Abschnitt geteilt erweist. Diese Figur bildet zugleich ein Beispiel für die flaschenförmigen Organe, welche durch eine tiefe Einschnürung in Bauch- und Halsteil abgetrennt werden. Eine lichtbrechende Funktion scheint bei den Leuchtschuppen (Fig. 81) und anderen Organen der Myctophiden einer linsenförmigen Verdickung der Schuppe zuzukommen, die jedoch bei den Leuchtplatten dieser Fische wieder fehlt (Fig. 82).



Fig. 78. Großes becherförmiges Organ von *Stomias*. $^{520}/_{1}$. (Nach BRAUER.)

Eine Differenzierung des Binnenkörpers in Drüsenkörper und linsenförmigen Körper fehlt den Myctophiden vollständig, und auch der Aufbau des ersteren aus einzelnen Lamellen (s. Fig. 81) weicht so sehr von dem des Drüsenkörpers der sonst untersuchten Leuchtorgane ab, daß BRAUER nur unter Hinweis auf die ähnlichen Gebilde bei *Neoscopelus* für die Identität dieser Lamellen mit schmalen sekretgefüllten Drüsenzellen eintritt. Die Organe von *Neoscopelus* zeichnen sich auch durch das Vorhandensein eines Ausführganges und zentralen Sinus im Drüsenkörper aus, wie wir sie bereits bei *Gonostoma* (Fig. 76) antrafen. Zwischen den geschlossenen und offenen, d. h. mit Ausführgang versehenen Organen bestehen nun alle Uebergänge. Ob das bei *Stomias* (Fig. 75) beobachtete zentrale Lumen im Drüsenkörper etwa ein Kunstprodukt ist, läßt BRAUER (p. 83) dahingestellt. Bei *Cyclothone* finden sich nun weiter Organe mit zentralem Sinus, der Sekretmassen enthalten kann, aber doch in einen als soliden Strang blind im Gallertkörper endigenden Ausführgang übergeht (Fig. 83), und bei *Gonostoma* besitzen, wie die kleinen becherförmigen Organe (s. Fig. 76), so auch die großen becherförmigen Organe (Fig. 84), die in vielen Fällen noch mit sackförmigen Organen (dr^1) kombiniert sind, einen nach außen mündenden Ausführgang für ihr Sekret. Nach BRAUER sind

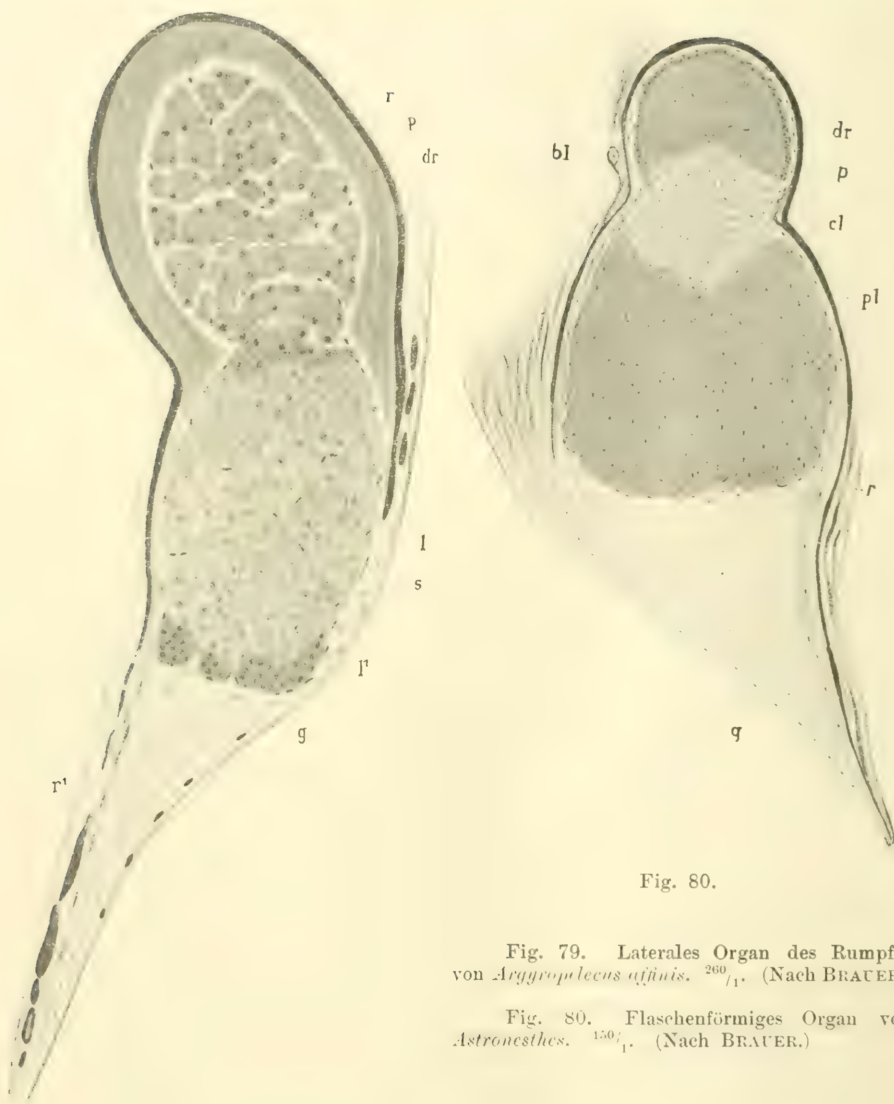


Fig. 79.

Fig. 80.

Fig. 79. Laterales Organ des Rumpfes von *Argyropelecus affinis*. $^{260}/_{1}$. (Nach Brauer.)

Fig. 80. Flaschenförmiges Organ von *Astronesthes*. $^{150}/_{1}$. (Nach Brauer.)

von diesen offenen Drüsen die geschlossenen durch Verlust ihres Ausführganges entstanden, während sich Steche (563, p. 31) dieser Annahme nicht für alle Leuchtorgane anzuschließen vermag.

Bei den Familien der Ceratiiden, Gigantactiniden, Antennariiden und Malthiden beschreibt Brauer morphologisch den bisher besprochenen Leuchtorganen gleichwertige Organe, so die Tentakelorgane von *Gigantactis* und *Melanocetus* (70, p. 319, s. auch 12, p. 800) und die Karunkeln von *Ceratias*. Sie könnten ebenfalls vielleicht als Leuchtorgane beurteilt werden (71, p. 102). Steche bezweifelt, und wohl nicht mit Unrecht, ihre Funktion als Leuchtorgane (563, p. 383) ebenso wie die der offenen Drüsen bei *Chaunax*. Außer den bisher beschriebenen einfachen und zusammen-

gesetzten Leuchtorganen finden sich noch verschiedenartige Verschmelzungen einzelner Organe zu Doppelorganen und anderen Kombinationen.

Besonders merkwürdig verhält es sich mit der Anordnung des Reflektors bei *Gonostoma* und *Cyclothone*, der hier den Drüsenkörper völlig umgibt (Fig. 84) und daher offenbar gar nicht als Reflektor zur Wirkung kommen kann, und ferner mit einigen Organen am Auge von *Stomias*, die von der Außenwelt ganz abgeschlossen und von der Haut weit entfernt liegen, und zwar so, daß sie ihr Licht vom Auge fort in das Innere des Kopfes senden müssen (71, p. 85). Auch die Bedeutung der orbitalen Leuchtorgane, die sich bei sämtlichen Leuchtfischen außer bei *Myctophum*, *Neoscopelus*, *Porichthys*, *Anomalops* und *Photoblepharon* finden und so gelegen sind, daß ihr Licht in die vordere Augenkammer fallen, die Linse erreichen und damit auch ins Auge gelangen muß, ist noch völlig unklar (71, p. 249).

Auf die mehrfachen Versuche, die Leuchtorgane der Fische in einige Gruppen einzuteilen (v. LENDENFELD, 340, 342; BRAUER, 68; STECHE, 563), glaube ich wegen des mangelnden unmittelbaren physiologischen Interesses dieser Fragen nicht eingehen zu sollen, nachdem im vorausgehenden die einfachen und komplizierten Formen der als Leuchtorgane festgestellten oder als solche angenommenen Gebilde beschrieben wurden.

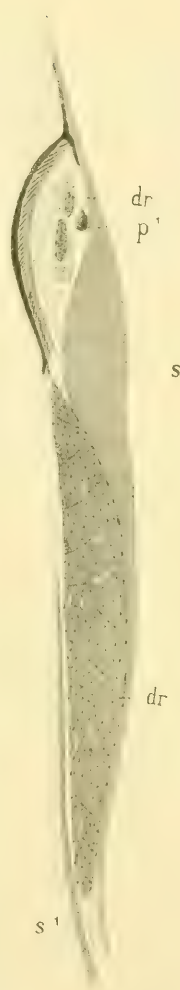


Fig. 81. Suprapektorales Organ aus der Leuchtschuppe von *Myctophum lacerta*. $^{135}/_1$. (Nach BRAUER.)

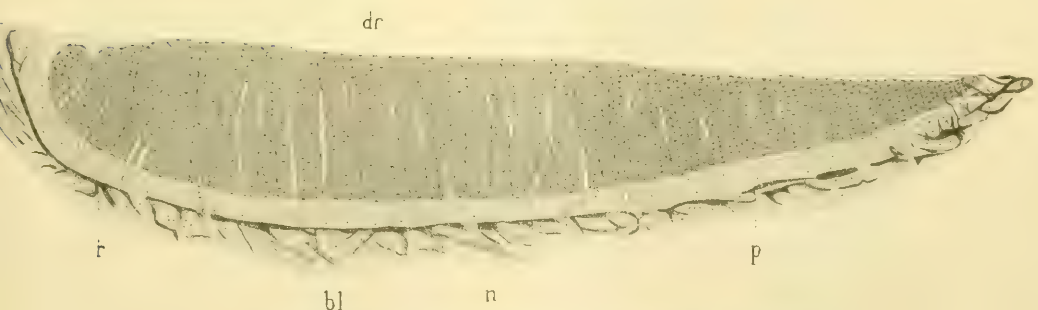


Fig. 82. Dorsale präkaudale Leuchtplatte von *Myctophum laternatum* ♂. $^{60}/_1$. (Nach BRAUER.)



Fig. 83.

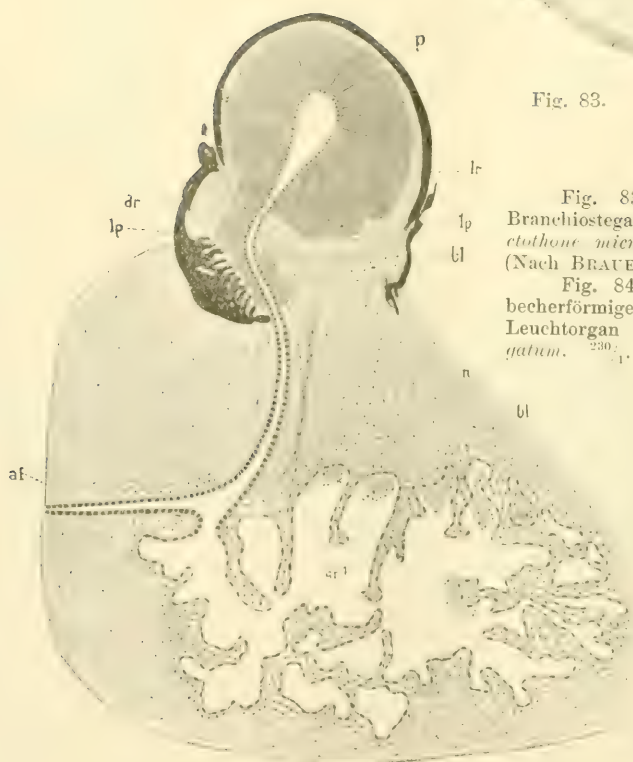


Fig. 84.

Fig. 83. Organ von der Branchiostegalmembran von *Cyclothone microdon pallida.* $^{490}/_{1}$. (Nach Brauer.)

Fig. 84. Kombination von becherförmigem und sackförmigem Leuchtorgan bei *Gonostoma elongatum.* $^{230}/_{1}$. (Nach Brauer.)

X. Anhang zum speziellen Teil.

1. Leuchten von Eiern und verschiedenen Entwicklungsstadien.

Die zahlreichen Fälle, in denen der Sitz einer selbständigen Lichtproduktion bei marinen Tieren fälschlich in die Ovarien verlegt wurde, sollen hier nicht wiederholt werden, auch nicht die auf bakterielle Leuchtinfektion zurückzuführenden Beobachtungen leuchtenden Fischlaichs oder von Hühnereiern. Nur die bei wenigen Tieren beobachtete selbständige Lumineszenz ihrer lebenden Eier soll hier Beachtung finden.

Das Leuchten von Eiern solcher Tiere, die selbst keine Leuchtorgane besitzen, wird nur für die Eidechsen berichtet. Nach Boccone (1684) soll Marsigli leuchtende Eidechseneier gesehen haben, und Gründler (239) und Sturm (571) berichten über eine von den Eiern der *Lacerta agilis* ausgehende Lichtentwicklung, die auch Leydig (351) erwähnt, ohne einen Gewährsmann zu nennen. Man wird, sofern sich diese spärlichen Angaben, die möglicherweise auf eine einzige Quelle zurückzuführen sind, nicht besonders bestätigen sollten, annehmen dürfen, daß ein selbständiges Leuchten der Eier von selbst nicht leuchtenden Tieren nicht vorkommt.

Die Ctenophoreneier, welche Agassiz (3, s. 627, p. 182) leuchten sah, scheinen nach seiner Beschreibung leuchtenden Arten angehört zu haben. Sie leuchteten schon in den ersten Furchungsstadien ebenso so hell wie die ausgewachsenen Tiere, sobald dem Gefäße, in welchem die Eier aufbewahrt wurden, die geringste Erschütterung mitgeteilt wurde. Ebenso antworteten nach Peters' (470) Versuchen eine einzelne Gastrula und Eier von *Mnemiopsis* in den ersten Teilungsstadien nach ungestörtem Aufenthalt im Dunkeln auf mechanischen Reiz mit vorübergehender Lichtenwicklung. Nach Allman (6) leuchteten *Beroe*-Embryonen schon im Ei.

Daß die schleimige, zusammenhängend auf dem Meere schwimmende Masse, die Tuckey (605, p. 327) leuchten sah, wirklich selbständig leuchtender Krebs- und Medusenlaich war, scheint nicht mit genügender Sicherheit erwiesen. Die mikroskopisch erkennbaren Gallertkügelchen könnten auch wohl Noctiluken gewesen sein, zumal Tuckey ein anderes Mal von rötlichem Laich spricht, den sie für Medusenlaich von *Aurelia camtschatica* hielten (p. 332).

Durch zahlreiche Beobachter festgestellt ist die Tatsache, daß die Eier der Leuchtkäfer leuchten können. Nach Bartholin (26, p. 210, s. 173) hat schon 1647 Spleist das Leuchten frischer Lampyrideneier gesehen. Kratzenstein (1757, s. 447, p. 80) und Montbeillard wußten bereits, daß die Lampyriden auch als Larven, Puppen und auch schon im Ei zu leuchten vermöchten. Jousset de Bellesme (44), der die Konstanz des von den Eiern ausgehenden Lichtes hervorhebt, stellte mit den leuchtenden Eiern von *Lampyris noctiluca* Versuche an. Nach Newport (437) kommen sie schon leuchtend aus dem Mutterleibe, doch ist diese Lumineszenz nach Newport keine selbständige, vielmehr auf eine dem Muttertiere entstammende und die Eier einhüllende leuchtende Flüssigkeit zurückzuführen. In ähnlicher Weise erklärt Wielowiejski (638) das Leuchten der Eier von *L. splendidula* im aufgeschnittenen Mutterleib mit dem durchscheinenden Lichte der lateralen Leuchtknollen, und die normal abgelegten Eier

sollen ihr Leuchten einer Uebertragung von Leuchtsubstanz infolge von Zerreißungen und Quetschungen der Organe während der Ablage verdanken. Dadurch soll auch die Tatsache verständlich werden, daß nicht immer alle Eier leuchten. Im Gegensatze zu diesen etwas gesuchten Annahmen betonte Owsiannikow die selbständige Lichtproduktion der aus dem Körper des ♀ herausgenommenen Eier, und Bongardt (57) entschied die Frage dadurch, daß er bei *L. splendidula* die ventralen Leuchtorgane entfernte und dann die dorsal freigelegten Eier leuchtend fand, ohne daß sie mit der Leuchtsubstanz in Berührung gekommen sein konnten. Die abgelegten Eier leuchteten trotz sorgfältigen Abwaschens mit physiologischer Kochsalzlösung doch noch nach 12 Tagen, auch hinterließen sie auf Filtrierpapier beim Andrücken oder Darüberrollen keine leuchtenden Spuren. Wie Dubois (143) fand, zeigen auch die verlassenen Eihüllen niemals Lichtentwicklung, während die ausschlüpfenden Larven leuchten. Auch die unbefruchtet abgelegten Eier leuchten. Dubois, der sich in zahlreichen Aufsätzen (s. Lit.-Verz.) mit den Leuchtkäfern beschäftigt, konnte bei *Pyrophorus* nachweisen, daß die Eier bereits vor der ersten Furchung Licht entwickeln und daß dieses Leuchten während der ganzen Entwicklungsvorgänge und auch bei der auskriechenden Larve anhält. Durch mechanische Reizung ließ sich bei den Eiern eine sofortige Verstärkung des Leuchtens erzielen.

Wie bei den Leuchtkäfern ist die Leuchtfähigkeit auch bei Crustaceen in verschiedenen Entwicklungsstadien beobachtet worden. Bei dem Copepoden *Pleuromma abdominale* fand Giesbrecht (221, p. 656) sämtliche Copepodidstadien im Besitze von Leuchtdrüsen, und einmal erhielt er auch leuchtende Nauplien im dritt- und vorletzten Metanaupliusstadium.

Trojan erwähnt ferner leuchtende Schizopodenlarven, Thomson sah eine Lichtproduktion bei Echinodermen, die kaum das Pluteusstadium überwunden hatten, und Mangold konnte bei *Amphiura squamata* mehrfach beobachten, daß die noch im Dotterschleim steckenden Jungen schon im Mutterleibe auf mechanischen Reiz hin durch die mütterliche Scheibenhaut hindurch zu leuchten vermochten.

2. Sekundäres Leuchten. Leuchtinfektion.

Es seien hier kurz noch einmal die bisher bekannten Fälle von sekundärem Leuchten zusammengestellt, bei welchen eine selbständige Lichtproduktion nur vorgetäuscht wurde und im Leuchten anderer Organismen ihre wahre Ursache fand.

Durch bakterielle Leuchtinfektion bedingte Lumineszenz kann beobachtet werden am Fleische der verschiedensten Schlachttiere und des Menschen, bei toten Fischen und anderen Seetieren, an Eiern, besonders Soleiern, an Würsten und Kartoffeln, an Kürbissen und Wurzeln, an menschlichem Harn und Schweiß — auch ein Fall von leuchtendem Blute findet sich in der ältesten Literatur (s. 173, p. 472) — ferner bei lebenden Crustaceen, besonders einigen Amphipoden und Isopoden, wie auch bei lebenden Fröschen. Auch der Fisch *Trachypterus Iris*, den Panceri (456, p. 1) im toten Zustande leuchten sah und dessen Fett den Leuchtstoff darstellen sollte, war wohl ein Beispiel bakterieller Lumineszenz. Auf leuchtendes Pilzmycel ist das Leuchten des Holzes und des verwesenden

Laubes zurückzuführen, während ein Blitzen des Holzes infolge der Ansiedelung des Insektes *Neanura muscorum* beobachtet wurde. Wahrscheinlich sind Pilzmycelien auch bei der scheinbar selbständigen Lichtproduktion der Fliegen, Grillen, Schmetterlingsraupen, vielleicht auch der Regenwürmer und Myriapoden beteiligt; bei den beiden letztgenannten scheinen auch Leuchtbakterien vielleicht noch nicht völlig ausgeschlossen.

Als einzige Erklärungsmöglichkeit kommen die Pilzmycelien auch wohl in dem Falle in Betracht, wo ein Steinkauz im Fluge helles Licht ausstrahlte (Digby Pigott, 480), ein Fall, der an Linnés (s. 477) leuchtendes Eulenfett erinnert. Der Vogel könnte Leuchtmycel aus faulem Holze an sich gehabt haben, wenn anders die ganze Beobachtung nicht auf Täuschung beruht.

Das Leuchten der Meeresalgen ist stets sekundär und auf leuchtende Campanularien, Ophiuren (*Amphiura*), Nereiden, Bryozoen zurückführen. Anneliden verursachten auch das Leuchten von Austern und von *Balanus*-Schalen.

Die Lumineszenz von Korallen, *Fungia patella* Ellis und *Haliglossa pectinata* Ehrbg., fand Krukenberg (318, p. 130) durch *Noctiluca miliaris* verursacht.

In manchen Fällen scheint das sekundäre Leuchten auch durch Aufnahme von Leuchtorganismen als Nahrung hervorgerufen zu sein, wie es beispielsweise bei einem Frosch beobachtet wurde, der einen Johanniskäfer verschluckt hatte und durch ihn an der Kehle leuchtend wurde. Bei dem Rotator *Synchaeta baltica* liegt der Verdacht nahe, daß die gefressenen Ceratien leuchteten. Aehnliches könnte auch bei den Regenwürmern und Myriapoden, wie in gewissen Fällen bei Salpen, und auch bei jenem fliegenden Fische mit im Spiel gewesen sein, der leuchtende Eier im Darmtraktus hatte (s. 569).

Eine der hier genannten Erklärungsmöglichkeiten wird auch wohl auf das Leuchten von Batrachiern und Geckonen Anwendung finden müssen, worüber einige sehr dunkle Angaben vorhanden sind. Rolander soll in Surinam eine leuchtende Kröte oder Frosch gesehen haben, und Leydig spricht vom leuchtenden Hautsekrete der Batrachier wie auch von der Phosphoreszenz, die manchen Arten von Gecko zugeschrieben wird (351, 349).

Allgemeiner Teil.

Eigenschaften des Organismenlichtes. Bedingungen der Biolumineszenz. Theorie der Lichtproduktion.

I. Meerleuchten.

Wenn wir hier dem Meerleuchten einen besonderen Abschnitt widmen, so geschieht es nicht, um noch einmal sämtliche Arten von Organismen aufzuzählen, die sich daran beteiligen können, vielmehr um aus den unzähligen Angaben der älteren Seefahrer und neueren Forscher einiges Wichtige hervorzuheben, das auf die Bedingungen

und die mannigfaltigen Deutungen dieser Erscheinung Bezug hat, von der wir jetzt wissen, daß sie ausschließlich durch lebende Organismen verursacht wird.

Im 3. Jahrhundert vor Christo erwähnt Aelian des flimmernden nächtlichen Lichtes eines Meergewächses, ein karthagischer Seefahrer Hanno berichtet, daß das Meer wie in Feuerströmen gebrannt habe, und 868 findet sich in arabischen Tagebüchern über Reisen nach Indien und China die Beobachtung, daß das Meer Funken sprühe wie Feuer, wenn es heftig wüte (s. 173, p. 416). Die erste ausführlichere Nachricht über das allgemeine Seeleuchten stammt von Don Juan de Castro, der 1541 im Schiffsjournale vom Meerleuchten bei Massaua im Roten Meere berichtet, während 1605 John Davis, dessen Namen die Davisstraße trägt, ein Seeleuchten im Nordmeere erwähnt und Baco von Verulam 1620 zuerst die Erscheinung des Meerleuchtens beim Rudern schildert (173, p. 417). Papin (462) erklärte das Meerleuchten als einen chemischen Entzündungsprozeß der Meersalze, Cartesius (s. 173, p. 418) durch das mechanische Aneinanderschlagen der Salzmoleküle, nach Moray (417) sollen Strömungen und Winde die Erscheinung verändern, Boyle (64) vermutet, daß die Erddrehung durch periodische Friktion der Atmosphäre an der Meeresoberfläche großen Einfluß darauf haben möge: Rumph (518) hält es für vulkanischen Ursprungs, Tachard 1686 und Worms 1709 (s. 173, p. 421) führen es auf die Insolation des Meeres zurück, Franklin (206), le Gentil (336), de la Perrière (117), Bajon (20), Waesstroem (622) hielten es für eine durch die Reibung des Wassers und der Salzteilchen hervorgebrachte elektrische Erscheinung, und noch Humboldt (281) hielt es für wahrscheinlich, daß beim Leuchten der Meeresinfusorien, wie im Kampf der Gymnoten, im Polarlicht und Wetterleuchten wie in der donnernden Wolke ein und derselbe Prozeß als Folge einer verstärkten Spannung des inneren Erdkörpers vor sich gehe. Beal (30), Bourges (62), le Roy (343), Godeheu de Riville (226), Martin (390), Canton (85), Hulme (278) schrieben es der Fäulnis tierischer Körper oder einer derselben vorausgehenden Zersetzung zu. Silberschlag (549) und Borch nahmen wirklichen Phosphor im Meere an, Phipps 1773 eine Wirkung der Wärme, Mayer (394), Helwig, Brugnatelli (80) meinten, die Tiere saugten bei Tage Licht ein, um es im Dunkeln wieder auszuströmen. Auch die Entzündung aufsteigender Gase, Eisbildung und Spiegelglanz weißer lebloser und belebter Körper im Meerwasser oder des Meerwassers selbst wurden als Ursachen des Meerleuchtens angeführt (s. 173, p. 551). Erst Baster (28), Forskål (199), Artaud (14) und Macartney (376, p. 16) fanden, daß das Durchseihen das Meerwasser seines Lichtes beraube, und die Abhängigkeit dieses Leuchtens von lebenden Tieren wurde durch die Beobachtungen (s. Lit.-Verz.) von Vianelli, Grisellini, Nollet, Fougeroux de Bondarroy, ferner von Linné, Newland 1772, Forskål, Donati, Banks, Forster, Spallanzani, Viviani, Péron, Macartney, Mitchill, Tuckey, Tilesius, Mac Culloch, Quoy und Gaimard, Murray erwiesen und seitdem stets aufs neue bestätigt, so daß bereits Ehrenbergs (173, p. 557) zusammenfassende Kritik ergab, daß das Meerleuchten in der Lichtproduktion lebender Organismen seinen einzigen völlig sicheren Anhalt habe.

Das Meerleuchten zeigt entsprechend der Verbreitung der leuchten-

den Organismen keine geographische Beschränkung, es ist vielmehr in allen, auch den arktischen Meeren zu beobachten. Wer aber das Phänomen nicht unter den Wendekreisen, besonders in der Südsee, gesehen hat, der hat nach HUMBOLDTS (283, p. 66) Urteil nur eine unvollkommene Vorstellung von der Majestät dieses großen Schauspiels, während APSTEIN (s. 569, p. 294) wieder gesteht, nirgends, auch in den Tropen nicht, ein schöneres Meerleuchten gesehen zu haben, als in der Nordsee, durch *Noctiluca* veranlaßt. Vielfach wird von dem Einflusse von Wind und Wetter auf das Meerleuchten gesprochen, und oft besonders die Nähe eines Gewitters als günstig bezeichnet. EHRENBERG versicherten einige Helgoländer, das Meer leuchte nur bei Westwind, andere, nur bei Nordwind, wieder andere, es müsse Südwind herrschen. Zweifellos haben Wind und Strömungen einen indirekten Einfluß auf das Meerleuchten an Küsten und auf hoher See, insofern als sie vertikale und horizontale Wanderungen der leuchtfähigen Planktonten verursachen. Ein plötzlich bei ruhiger See aufkommender Wind wird ferner durch die mechanische Reizung des entstehenden Wellenschlages die an der Oberfläche treibenden Tiere zum Leuchten bringen, während sich manche bei stärkerer Bewegung des Wassers in die Tiefe zurückzuziehen suchen. Auch die mechanische Wirkung eines Platzregens kann das Meerleuchten hervorrufen, wie es auch die springenden Bewegungen der Delphine tun oder ein Schiff, das vor seinem Buge zwei leuchtende Wellen hertreibt und im Kielwasser eine milchweiße Spur zurückläßt, oder wie es endlich geschieht, wenn sich die Züge der Pinguine durch feurige Linien bezeichnen (DARWIN, 114, p. 23). In den meisten Fällen ist eine mechanische Reizung der leuchtfähigen Organismen die Ursache, sei es daß sie durch die eigenen Bewegungen und das Gegeneinanderstoßen der Einzelwesen hervorgerufen wird, wie bei den Peridineen, sei es daß andere Tiere, der Wellenschlag, das Eintauchen der Ruder oder der Kiel eines Schiffes dazu Anlaß geben.

Je nach der Verschiedenheit derartiger Bedingungen wie auch nach der Art und Zahl der beteiligten Organismen lassen sich zahlreiche verschiedene Formen des Meerleuchtens mit allen Abstufungen unterscheiden. So stellt DOINET (132) eine forme globuleuse, die durch große Medusen verursacht ist, einer forme étoilée mit kleineren Cnidariern und der forme lactée oder der mer de lait gegenüber, bei welcher die ganze Meeresoberfläche leuchtet. STEUER (569, p. 292) unterscheidet folgende Arten: 1) ein allgemeines, in Farbe und Intensität einheitliches, von der Wasserbewegung anscheinend unabhängiges, diffuses Leuchten größerer Meeresabschnitte, wie es namentlich im Indik beobachtet worden ist und seine Entstehung wohl den Leuchtbakterien verdankt, hauptsächlich also an den Küsten in Betracht kommt; 2) ein allgemeines, in der Farbe einheitliches und scheinbar diffuses Leuchten, das sich bei genauerem Zusehen als das Funkeln, Aufblitzen und Verlöschen kleinster Organismen herausstellt und fast ausnahmslos bei nicht vollkommen glatter See, am schönsten im Kielwasser und an den Flanken des Schiffes zu beobachten ist und gewöhnlich von Flagellaten herrührt; 3) größere, hellere Funken, die auf kleine Hydromedusen und Krebse zurückzuführen sind; 4) zahlreiche größere Feuerkörper im Kielwasser, die nach VANHÖFFENS Beobachtungen mit Sicherheit auf *Pelagia* oder *Pyrosoma* oder beide vereint schließen lassen.

Leicht würde sich die Zahl der Arten des Meerleuchtens um andere typische Formen vermehren lassen, um nach Farbe, Größe und Zahl der leuchtenden Körper einen Anhalt zur Bestimmung der beteiligten Organismen zu gewinnen. So ist beispielsweise ein himmelblaues Meerleuchten auf Ostracoden, und das Aufblitzen grünlicher Funken auf den Wellen auf Copepoden zurückzuführen.

II. Biologische (ökologische) Bedeutung der Lichtproduktion.

Die erste Frage, die der Laie angesichts leuchtender Organismen, oder wenn er von solchen erfährt, zu stellen pflegt, ist die nach der Bedeutung der anziehenden Erscheinung für das Leben ihrer Träger, und auch fast alle Forscher, die zur Kenntnis der Lichtproduktion von Pflanzen und Tieren beitrugen, haben irgend eine mehr oder minder begründete Ansicht darüber geäußert. So hat sich diese Frage bereits als ein Problem von schier unbegrenzten Erklärungsmöglichkeiten erwiesen.

Zunächst möchte ich hier einer Ueberschätzung der Verbreitung der organismischen Lumineszenz entgegentreten, wie sie sich gelegentlich in der Literatur geltend macht. Man kann nicht gut sagen, daß es sich um eine allgemein verbreitete Erscheinung handle, wo sie doch der Flora und Fauna des Süßwassers gänzlich fehlt, wo auf dem Lande sich nur wenige Bakterien und Hutpilze und einige Gliederfüßer daran beteiligen, und was bedeuten die wenigen Käferarten gegen das ganze Riesenheer der nicht-leuchtenden Insekten! Aber auch die oft in poetischer Begeisterung wiederholte Behauptung, daß unten im ewigen Dunkel der Tiefsee alles leuchte, besteht so wenig zu Recht wie die, daß fast sämtliche Tiere des Planktons diese Eigenschaft besäßen. Nach BRAUERS (71, p. 142) Berechnung leuchten von den 1007 Arten aus den 309 Gattungen der wirklichen Tiefseefische nur 37 Gattungen mit 112 Arten, was nur $^1/_9$ der bekannten Arten entspricht, und darunter sind noch etliche, die nachts aus dem Skotoplankton in hellere Regionen aufsteigen.

Die Tatsache, daß $^8/_9$ der Tiefseefische keine Leuchtorgane besitzen, wirft ein bedeutungsvolles Licht auf die Entwicklung des Leuchtvermögens und läßt es sehr fraglich erscheinen, daß sich dasselbe erst oder nur durch den völligen Mangel an Sonnenlicht ausgebildet habe. Der Besitz von Leuchtorganen ist gar kein charakteristisches Merkmal der Tiefseefische, sie haben sich vielmehr, wenn nicht nur, so doch jedenfalls ebenso sehr in den höheren Schichten in Beziehung zum Dunkel der Nacht oder zum Dunkel der Dämmerungszone ausgebildet, je mehr die Formen sich aber dem dauernden Aufenthalte in der eigentlichen Tiefsee anpaßten, auch wieder verloren (BRAUER, 71, p. 144). Auch ist kein einziger leuchtender Grundfisch des Benthos bekannt, wie auch unter den Copepoden nur pelagisch lebende, jedoch keine litoralen oder parasitischen Arten leuchten. Nach CHUNS (98, p. 182) Untersuchungen läßt sich ebenso bei den Euphausiden nachweisen, daß die Stammform Leuchtorgane und wohlentwickelte Kugelaugen besaß, während bei den Bentheuphausiden durch Anpassung an die Tiefe die Augen rudimentär wurden und die Leuchtorgane schwanden, der Spürapparat sich aber dementsprechend ungewöhnlich entwickelte.

Weitaus die meisten leuchtenden Meerestiere gehören den oberflächlichen Regionen an.

Daß nicht das Dunkel der Umgebung es ist, was die Leuchtorgane hervorbringt, lehrt auch die Höhlenfauna, bei der sich im Vergleich zur Tiefseefauna eine viel einheitlichere Rückbildung der Augen zeigt (100, p. 565), wenn auch diese offenbar ebenfalls nicht allein durch den Mangel des Lichtes verursacht, vielmehr auch durch die Lebensweise bedingt erscheint. So erwähnt SEMPER (545, p. 101) den Höhlenkäfer *Machaerites*, bei dem nur das ♀ blind, das ♂ aber im Besitz entwickelter Augen ist, und WALTHER (624, p. 45) vertritt die Ansicht, daß auch in der Tiefsee die Verkümmerung des Lichtsinnes stets auf besondere Lebensgewohnheiten zurückzuführen sei, zumal die sehenden Formen stets eine nektonische, die blinden eine benthonische Lebensweise führen und andererseits auch blinde Schizopoden in der diaphanen Region existieren, wie es ja auch wieder viele Höhlentiere mit gut entwickelten Augen gibt (545, p. 100). Der Einwand, daß die terrestrische und Süßwasserfauna überhaupt wenig zur Ausbildung von Leuchtorganen neigt, kann für das Fehlen derselben bei Höhlentieren nicht geltend gemacht werden, da auch die zahlreichen Höhleninsekten im Gegensatz zu den Lampyriden etc. keine solchen besitzen.

Daß sich Blindheit und Leuchtorgane nicht ausschließen, beweist das Beispiel der von GIESBRECHT beobachteten leuchtenden Copepoden, bei welchen das Auge entweder weniger entwickelt war als bei vielen nicht-leuchtenden Arten oder gänzlich fehlte. GIESBRECHT (221, p. 688) hält die von FRIEND (207) bei Regenwürmern für das gleiche Zusammentreffen gemachte Annahme, daß die Tiere das Leuchten ihrer Artgenossen auch ohne Augen wahrzunehmen vermöchten, für sehr unwahrscheinlich, er schließt vielmehr, wie HAASE (245) für die Myriapoden, auf eine Bedeutung der Lumineszenz in ihrer Wirkung auf andere Tiere.

In vielen Fällen, wie bei den Fischen und Cephalopoden, treffen auch wieder besonders hochentwickelte Leuchtorgane und Augen zusammen.

Die von MAC CULLOCH und COLDSTREAM aufgestellte (s. 545, p. 103) und auch von WYVILLE THOMSON (583) vertretene Theorie, daß die Lichtproduktion der Tiefseebewohner ihnen das Tageslicht der Oberwelt ersetze, läßt sich meiner Ansicht nach wohl kaum in dem Sinne aufrecht erhalten, daß sie dort unten eine dauernde, wenn auch noch so matte allgemeine diffuse Beleuchtung hervorbringt. Dazu ist nach dem Ergebnis der Tiefsee-Expeditionen das Kontingent der leuchtenden Formen doch wohl zu gering, und wenn BRAUER (71, p. 247) betont, daß das Licht aller phosphoreszierenden Tiere auch bei günstigster Berechnung, wenn wir es uns als ein starkes vorstellen, doch kaum die Stärke des Nachtlichtes in den Oberflächenschichten haben kann, so möchte ich angesichts der Tatsache, daß die Tiere fast ausnahmslos nur auf Reizung, und auch dann nur vorübergehend, ihr Licht produzieren, annehmen, daß trotz der Anwesenheit der Leuchtorganismen dort ein völliges Dunkel herrscht, das nur durch das Aufblitzen oder zeitweilig auch stetige Leuchten ihrer Leuchtorgane oder Sekrete unterbrochen wird. WALTHER (624, p. 159) hebt hervor, daß die Tiefsee genügend erleuchtet sein muß, um den mit Augen versehenen Formen die Erkennung der Objekte zu gestatten,

doch glaube ich auch durch meine Annahme die Verwendbarkeit des bei der Tiefseefauna ja immerhin beträchtlich gegen den Tastsinn zurücktretenden Gesichtssinnes nicht auszuschließen. Daß Tiefseefische Lichtempfindung zeigen, konnte ich ja selbst beobachten (385, p. 600).

Leider sind wir in der Frage nach der ökologischen Bedeutung des Leuchtens fast ausschließlich auf Hypothesen angewiesen. Eine einheitliche Antwort wird sich wohl niemals geben lassen, da die Lichtproduktion bei verschiedenen Organismen offenbar in verschiedener Weise in das Getriebe ihres Lebens eingreift, in manchen Fällen auch wohl jedes Zweckes entbehrt. So verneinen Beijerinck und Molisch (410, p. 150) für die Leuchtbakterien, Molisch auch gegenüber Kernen (302, p. 471) für die leuchtenden Hymenomyceten jegliche biologische Bedeutung. Molisch weist darauf hin, daß, wie bei leblosen Körpern, so auch bei Lebewesen Eigenschaften auftreten können, die nur als notwendige Konsequenzen der inneren Einrichtung anzusehen sind, und daß es sich so auch beim Leuchten der Photomyceten wahrscheinlich um eine zufällige Konsequenz des Stoffwechsels handelt, eine Ansicht, der sich auch Pütter (488, p. 46) anschließt, da jede chemische Reaktion mit der Produktion von Strahlen verbunden sein dürfte. Pütter vermutet indessen, daß die Pilzmycelien anderen Organismen zum Nutzen dienen, indem sie den Insekten und Würmern des Waldbodens als Lichtquelle dienen. Für die Lichterzeugung der Planktonten weist Brandt (66) auf die Möglichkeit eines Zusammenhanges zwischen dem Leuchtvermögen und der Ansammlung von fettartigen Stoffen zur Erhöhung der Schwebefähigkeit hin, eine Beziehung, die Steuer (569, p. 321) dazu veranlaßt, die Lumineszenz des Plankton als Anpassungserscheinung zu betrachten, die sich jedoch kaum aufrecht erhalten läßt, da wir oben bereits ausgeführt haben, daß die Angaben Panceris, die Leuchtsubstanz bestehe aus fettartigem Stoffe, der näheren Begründung entbehrt. Für die Peridineen sieht Zacharias (647) den Nutzen ihres Leuchtens darin, daß sie dadurch die Copepoden — was allerdings erst noch zu beweisen wäre, zumal Versuche des Fürsten Albert von Monaco (s. 98, p. 205) ergaben, daß sich Copepoden durch elektrische Lampen anlocken lassen —, von denen ein einziger im Jahre immer noch etwa 4370 Ceratien vertilgt, wenigstens während der Nacht abzuschrecken und so eine periodische Schonzeit zu gewinnen suchen. Pütter (488) weiß für die Protozoen keinen Nutzen ihres Leuchtens anzugeben, und bezeichnend ist es immerhin, daß die zahlreichen Forscher, die sich mit *Noctiluca* und anderen Leuchtprotisten beschäftigten, keine plausible Erklärung für deren Lumineszenz zu geben vermögen.

Bei manchen Tierarten erscheint es freilich als schwierige Aufgabe, einen Vorteil des Leuchtens herauszufinden, zumal oft die nächstverwandten und unter ganz gleichen Bedingungen lebenden Arten keine Leuchtorgane besitzen, wie das von Giesbrecht für die Copepoden (221, p. 653), von Chun (100, p. 565) bei Fischen und von Mangold (386, p. 625) bei Schlangensternen festgestellt wurde. Der wohl einzig dastehende Fall des dorsalen operkularen Organs mancher Stomiatiden, das sein Licht gar nicht nach außen, sondern nach dem Innern des Fisches sendet, bietet wohl insofern keine besondere Schwierigkeit, als es nach Brauer (71, p. 153) als rudimentär betrachtet werden kann. Für die Fische hält es Brauer im übrigen als verfehlt, an einer biologischen Bedeutung ihrer Leuchtorgane zu

zweifeln (71, p. 140), die je nach der Lokalisation der Organe und der entsprechenden Richtung der entsendeten Lichtstrahlen eine verschiedene sein muß.

Die Lichtproduktion kann zunächst für das leuchtende Tier selbst von Nutzen sein. Nach BEER (s. 100, p. 577) sind die Tiefseetiere darauf angewiesen, im nächtig engen Umkreis ihrer eigenen Laternen zu sehen, da sie niemals aus weiter Ferne Erspähtes verfolgen, sondern selbst blendend oder irrlichtig lockend die ertastbar ins Licht geköderte Beute aus größter Nähe erschnappen. Besonders bei den konstant leuchtenden Fischen, aber auch bei anderen Tieren, wird die eigene Lumineszenz zur Beleuchtung der Umgebung, zur Orientierung der Bewegungen, vor allem aber zum Auffinden der Nahrung und der Beutetiere wie zum Erkennen von Feinden dienen (RAI, ROGERSON, KIRBY, COLDSTREAM, EMERY, WALLER, MEYRICK, DITTRICH). Die Augenorgane beleuchten als Scheinwerfer das Gesichtsfeld und werden um so mehr ihren Zweck erfüllen, wenn das Auge, wie bei den Oberflächenfischen der Bandasee, durch den Pigmentmantel völlig geschützt ist. Auch WUNDT (645) faßt die Leuchtorgane als Hilfsorgane des Gesichtssinnes auf. Nach DUBOIS (s. 126) marschiert ein *Cucujo*, dessen rechtes Brustorgan durch Wachs verklebt wird, nach links, und wird bei beiderseits verklebtem Brustorgan in seinen Bewegungen unsicher, Versuche, die wohl noch der genaueren Bestätigung mit Berücksichtigung der mechanischen Beeinflussung bedürfen.

Ferner kann das Leuchten seine Wirkung auf andere Tiere ausüben, auf Artgenossen, auf das andere Geschlecht, auf Beutetiere und Feinde. Den Artgenossen wird durch das Leuchten die Auffindung und Schwarmbildung erleichtert (vgl. 71, p. 152). Die Bedeutung für das gegenseitige Auffinden der Geschlechter ist von EMERY (187) für *Luciola* nachgewiesen und von anderen Beobachtern bei anderen Leuchtkäfern bestätigt worden. Die ♀ locken die ♂ nur dann herbei, wenn ihr Licht sichtbar ist, während eine Anziehung durch den Geruch in den Versuchen mit durchlöcherten Schachteln nicht stattfand. Nach NEWPORT (437), MÜLLER (424) und BONGARDT (57) sollen die Käfer zur Begattungszeit besonders hell leuchten. Nach KNOCHES Beobachtungen schwindet das Leuchten aber keinesfalls während oder nach der Kopulation, wie es gelegentlich behauptet wurde (s. 119, p. 34, und 173, p. 483). Wie die Leuchtorgane der ausgebildeten Käfer demnach als sekundäre Sexualcharaktere aufgefaßt werden (TIEDEMANN, 569, 638, 57), so sieht BRAUER die gleichen Merkmale auch in den Leuchtplatten vieler Myctophiden (68), während DAHLS (111) Vermutung, daß auch bei Copepoden das Leuchten zur Auffindung der Geschlechter diene, von GIESBRECHT (221) zurückgewiesen wird. Zum Erkennen der Artgenossen und zum Auffinden der Geschlechter dienen die Leuchtorgane nach BRAUER (68, 71, p. 152) wahrscheinlich auch bei den Fischen, bei welchen die charakteristische Anordnung der Organe mannigfaltige Zeichnungen und Muster ergibt. Die Annahme, daß eine verschiedene Färbung des Lichtes der Organe noch die Pracht der Zeichnungen erhöht und die Pigmentfarben der Helltiere ersetzt, hat BRAUER, (71, p. 151) fast gänzlich wieder aufgegeben, doch haben wir oben bereits die verschiedenen Strukturfarben der Reflektoren und die dadurch bedingte und von MANGOLD am lebenden *Maurolicus* tatsächlich beobachtete Buntfärbung des

Lichtes erwähnt. Nach Steche (563, p. 396) würde für Brauers Zeichnungshypothese ein konstantes Licht günstiger sein als das bei den Tieren mit zahlreichen Leuchtorganen nur auf Reizung hin erfolgende Leuchten, wie es bisher angenommen werden muß.

Die Wirkung der Lumineszenz auf andersartige Tiere wird vor allem in der Anlockung der Beutetiere bestehen, eine Annahme, die von zahlreichen Forschern gemacht (Pagenstecher, Emery, Thomson, Chun u. a.) und auch durch die tatsächlich zu beobachtenden positiv-phototaktischen Richtungsbewegungen vieler Meerestiere gestützt wird. Die Beutetiere werden teils von dem Lichte angelockt, wobei außer der allgemein anziehenden Wirkung desselben bei den Fischen auch vielleicht noch in Betracht kommen könnte, daß sie durch das abwechselnde Aufblitzen ihrer kleinen und getrennt erkennbaren Organe die Anwesenheit zahlreicher kleinerer Leuchtorganismen vortäuschen, wodurch sie teils solche, teils auch andere Tiere, die auf solche zu jagen pflegen, anlocken, um sie zur eigenen Beute zu machen. Auch wird gewiß in vielen Fällen eine Blendung der Nahrungstiere erfolgen, wodurch diese desorientiert und am Entrinnen gehindert werden, wobei für höher organisierte Formen auch wohl eine fascinierende Wirkung des Lichtes mit in Betracht kommen könnte.

Nun erscheint freilich die Bedeutung des Leuchtens als Lockmittel als ein bedenklicher Vorteil (71, p. 145), da es in gleicher Weise wie die Beutetiere so auch die Feinde herbeizieht. Doch scheint hier wieder die Möglichkeit, die Lichtproduktion zu unterbrechen, von Nutzen; denn wenn wir auch nicht nachweisen können, daß das Leuchten einem sogenannten Willen unterworfen ist, so dürfen wir, wenn wir überhaupt eine ökologische Bedeutung desselben annehmen, auch wohl vor der Annahme nicht zurückschrecken, daß das Leuchten, wie es auf Reize entsteht, so auch auf andere Reize hin wieder gehemmt werden kann, so z. B. bei Fischen vielleicht auf den optischen Eindruck eines wahrgenommenen Feindes hin. Auch sei an die bei Fischen und Euphausien beobachtete Drehbarkeit der Leuchtorgane erinnert. Bei Annahme einer gewissen zweckmäßigen Regulation der Lichtproduktion erweist sich diese sogar als bedeutendes Verteidigungs- und Schutzmittel (Mac Intosh, Keller, Giesbrecht, 221, Chun, Brauer). Zunächst kann sie den Feind durch Blendung an der weiteren Verfolgung hindern, dann aber auch vor allem irreführen. Das bald hier, bald dort aufblitzende Licht kann ihn hin und her locken, während das wieder verdunkelte Tier entkommt. Ein Wölkchen von ausgestoßenem oder auch nur ein blitzender Funke leuchtenden Sekretes kann ebenso den Verfolger blenden oder irreführen, wie ihn auch das Licht abgeworfener Elytren bei *Polynoë* (258) oder *Acheloë* (321) von dem entwischenden Beutetiere ablenkt, ohne daß es darum wohl die Bezeichnung des Schrecklichtes verdient, wie Kutschera meint (321). Die gleiche Bedeutung mag auch das von Mangold (386, p. 622) beobachtete starke Leuchten autotomierter Armstücke von Schlangensternen besitzen, wenngleich es sehr fraglich erscheint, ob gerade die großen Seesterne, die den Ophiuren nachstellen und, wie Mangolds Versuche mit *Ophiopsila* und *Luidia* ergaben, sie zur Autotomie bringen, für das Licht eines Ophiurenarmes Empfindlichkeit besitzen, da die Asteriden sonst nur langsam auf allgemeine Belichtungsverschieden-

heiten reagieren (MANGOLD, 389). Nach MANGOLDS Versuchen ist das Leuchten des autotomierten Armes offenbar nur als Begleiterscheinung der Bewegungen desselben aufzufassen, oder auf den mechanischen, nicht aber den chemischen Reiz zurückzuführen, der von den ergreifenden Füßchen des Seesternes ausgeht (386, p. 623). Eine biologische Bedeutung der Lichtproduktion ist für die Schlangensterne nach MANGOLD im übrigen um so schwerer zu verstehen, als gerade die leuchtenden Formen sich im Sande zu vergraben pflegen. Vielleicht könnte hier an eine Schreckwirkung gedacht werden, die das Licht auf andere im Sande auf Beute grabende Tier ausübt, doch erscheint auch diese Wirkung gerade bei den Hauptfeinden der Ophiuren, den Seesternen, wieder sehr problematisch.

Auf die Bedeutung als Verteidigungsmittel wirft das Verhalten der Cephalopoden ein bemerkenswertes Licht. Während bei *Sepiola* noch die Tinte als Verteidigungsmittel dient und nur wenige kurze Schläuche Leuchtsekret produzieren, ist der Tintenbeutel bei *Heteroteuthis* von der Leuchtdrüse abgelöst worden, deren Sekret den Verfolger zu täuschen vermag, während eine Tintenwolke im Dunkel der Tiefsee ihren Zweck völlig verfehlen würde (W. TH. MEYER, 401).

Ob die Lichtproduktion als Schutzmittel im Sinne des Schrecklichtes aufgefaßt werden darf, erscheint angesichts der meist anziehenden Wirkung des Lichtes auf niedere Organismen fraglich. Auch bei den Leuchtkäfern, bei welchen besonders häufig von Schrecklicht gesprochen wird, sind die Beobachtungen und Versuche nicht eindeutig. Während HAUPT (259) das Leuchten für einen Schutz gegen Fledermäuse hielt, hat FLÖRICKE (198) oft gesehen, daß Fledermäuse die Leuchtkäfer trotz alles Funkelns wegschnappten und auch Kröten die leuchtenden Weibchen von ihren Grasstengeln herunterholten. Nach SCHMIDT (531) ist auch beobachtet worden, daß ein Grasfrosch, der ein ♀ von *L. noctiluca* verschluckt und dadurch am Kopfe selbst leuchtend geworden war, weiter nach Lampyriden jagte. Nach BONGARDT (57) hindert weder das Leuchten noch der Geruch der Lampyriden die Spinne daran, sie auszusaugen, STECHE (562) verscheuchte in Java eine Spinne von einem bereits ganz umsponnenen leuchtenden Käfer, während nach SCHMIDT (531) ein *Carabus granulatus* zwar einen anderen Weichkäfer *Cantharis fulva*, nicht aber *L. splendidula* fraß und nach einer Mitteilung von Prof. STAHL-Jena auch die Eidechsen die Leuchtkäfer selbst im nicht leuchtenden Zustande nicht fressen. Danach, wie nach der Erfahrung von NEWPORT (s. 638), daß der Biß der Larven für Schnecken giftig ist, könnte das Leuchten doch als Schreck- oder Warnlicht (305, p. 215) dienen, wie es auch BRANDT (66) für marine Leuchttiere annimmt, weil viele derselben wegen ihrer Nesseln gemieden werden. Damit im Einklang steht nach GIESBRECHT die Vermutung DAHLS (111), daß es sich bei den leuchtenden Copepoden um einen Fall von Mimicry handelt, weil eben manche nesselnden und ungenießbaren Tiere leuchten.

Ob der indische Vogel Tisserin baya (*Ploceus baya*) die Leuchtkäfer gewohnheitsmäßig in die Lehmklümpchen am Nesteingang steckt (305, p. 222) und ob er damit die Schlangen abschreckt (DUBOIS, 139), oder nach Analogie der Leuchtorgane australischer Prachtfinken den Nesteingang markiert, bleibt einstweilen dahingestellt.

Noch eine weitere Möglichkeit der ökologischen Bedeutung des Organismenlichtes, nämlich als Schutzfärbung, erwähnt PÜTTER

(488), der darauf hinweist, daß ein leuchtendes Tier natürlich auf leuchtendem Grunde weniger leicht erkannt wird als ein dunkles.

Daß die durch Issatschenkos (297, 298) Versuche nachgewiesene Chlorophyllbildung im Organismenlichte vielleicht bei den Meeresalgen biologisch verwirklicht ist, läßt sich wohl kaum in das Bereich der Wahrscheinlichkeit rücken.

Wir werden, wie schon früher bemerkt (385), noch eine Fülle von Kenntnissen über die Lebensvorgänge in der Tiefsee, wie überhaupt im Gebiete der leuchtenden Organismenwelt, sammeln müssen, bis wir imstande sein werden, die Frage nach der biologischen Bedeutung des Leuchtens für die einzelnen Fälle zu entscheiden. Wenn es sich auch in vielen Fällen nicht als zweckmäßige Anpassung erweisen sollte, so muß doch stets seine physiologische Wirkung auf die lichtempfindlichen Lebensgenossen seines Erzeugers in Betracht gezogen werden.

III. Eigenschaften des Organismenlichtes.

1. Farbe und Spektrum.

Ueber die Farbe des Organismenlichtes finden sich natürlich zahllose Angaben in der Literatur, doch nur in ganz vereinzelten Fällen sind die Beobachtungsbedingungen angegeben und die funktionellen Zustände der Netzhaut des Beobachters dabei berücksichtigt. Daher widersprechen sich vielfach die Farbenbezeichnungen, die oft auch wohl unter dem Einflusse der poetischen Begeisterung subjektive Veränderungen erfuhren. Immerhin lassen sich doch schon wichtige Aufschlüsse gewinnen über die konstanten Farbenverschiedenheiten des Lichtes verschiedener Pflanzen und Tiere, über die Veränderung der Farben unter der Wirkung innerer und äußerer Bedingungen, wie über die Färbung tierischer Lumineszenz durch strukturelle Eigenschaften der akzessorischen Teile der Leuchtorgane.

Die Farbe des Bakterienlichtes erscheint dem Auge je nach dem Erregbarkeitszustande der Netzhaut verschieden. Wie Molisch (410, p. 121) und verschiedene von ihm herangezogene Personen wahrnahmen, zeigen leuchtende Kulturen von *Bacterium phosphoreum* dem helladaptierten Auge ein bläulichgrünes oder smaragdgrünes Licht, bei völlig ausgeruhter Netzhaut nach einigen Stunden Schlafes dagegen gelblichweiß, während der blaugrüne Ton dann fast völlig verschwunden ist. Die Farbe des Bakterienlichtes, die bei verschiedenen Arten nicht die gleiche ist, erweist sich nach den Versuchen von Fischer (196) und Molisch ferner auch abhängig von der Zusammensetzung der Nährböden. Ersterer fand, daß die grünliche Farbe nur bei Salznährböden auftritt, bei salzarmem Substrate dagegen mehr gelblich erscheint, und Molisch, der *Bact. phosphoreum* auf Salzkartoffeln und Menschenfleisch intensiv blaugrün leuchtend fand, konnte feststellen, daß Bakterien, die auf toten Fischen silberweißes Licht erzeugten, wie es auch von Pflüger berichtet wird, auf Salzpeptongelatine grünlich leuchteten. Lassar bezeichnet die Farbe des leuchtenden Schweinefleisches als grünlich-silbern.

Auch die Lichtfarbe der höheren Pilze ist wechselnd (s. Molisch, 410). Reinkulturen vom Hallimasch oder *Mycelium x* zeigen nach Molisch ein mattweißes Licht, während das infizierte Holz blau-

weiß (Kutscher) oder bläulichgrün (Molisch), nach Ludwig deutlich hellblau, nach Hartig weißglühend erscheint. Nach Brefeld leuchtet *Agaricus melleus* weißlich, etwas ins Bläuliche spielend, Molisch sah einen javanischen *Agaricus* ausgesprochen blaugrün, Gardner den *A. Gardneri* mattgrünlich, Rumpf den *A. igneus* bläulich, Tulasne und Krukenberg *A. olearius* wie Phosphor leuchten. *Panus incandescens* leuchtet smaragdgrün (Lanterer), *Collybium tuberosa*, *Locellina illuminans* grün (Hennings). Nach Molischs Ansicht kann die Verschiedenheit der Farben auf einer Verschiedenheit der Photogene oder auf den Veränderungen des gleichartigen Lichtes beim Durchtritt durch Inhalt und Membran der Zellen beruhen.

Die Peridineen sollten nach Michaelis im Mondschein bläulich, bei Erschütterungen in Regenbogenfarben leuchten, *Ceratium tripos* leuchtet grünlichweiß (Zacharias), *Pyrodinium bahamense* weißlich wie flüssiges Silber (Plate).

Noctiluca leuchtet nach Molisch in bläulichen Sternchen, Quatrefages beobachtete im Glase ein schönes blaues Licht, das bei heftiger Bewegung fast ganz weiß erschien. Spix und Martius sprechen von hellgelbem Lichte, Krukenberg von Silber- und Goldglanz.

Auch bei den Cölenteraten werden zahreiche Farbentöne angegeben. *Cyanea arctica* soll blaßgrünlich (Keller), *Cunina moneta* bläulich (Panceri) leuchten, „Physalien" nach Tilesius mehr ins Rote spielend. Die Seefedern beschreibt Thomson als hellviolett leuchtend, während Krukenberg die Leuchtfarbe von *Veretillum* als ziemlich reines Weiß, die von *Pteroides* als grünlich bezeichnet. Nach Agassiz leuchtet *Renilla* goldgrün, *Eucope* weiß, *Dysmorphosa* blau. Die Ctenophoren leuchten grün oder blau. *Pleurobrachia pileus* sah Streiff in der Ostsee in schönster grüner Farbe, während Keller und Chun bei *Beroe ovata* von bläulichem Lichte sprechen. Auch hier erweist sich der Adaptationszustand als bedeutungsvoll, da Panceri *Bolina hibernica* bei Dunkeladaptation blau, bei Helladaptation dagegen in leuchtend grünem Lichte strahlen sah. Auch bei Würmern und Echinodermen herrschen bläuliche und grüne Farbentöne vor. *Syllis* und *Polynoë* sollen schön grün leuchten (Quatrefages), *Chaetopterus* grün oder blau, *Balanoglossus* in bleichem Blau (Panceri), *Photocharis* blitzt in grünlichgelben Funken (Ehrenberg), bei *Acholoë astericola* bezeichnet Kutschera das Licht als intensiv grünlich, Falger als bläulich-grünlichweiß. Bei den *Amphiura*-Arten *squamata* und *filiformis* wie bei *Ophiopsila annulosa* und *aranea* sah Mangold das Licht stets hellgrün bis grüngelb, während Trojan bei *O. aranea* von einem Stich ins Blaue und Molisch bei *A. squamata* von bläulichgrünem Leuchten spricht. Thomson sah seine *Ophiacantha spinulosa* in brillantem Grün.

Einen merkwürdigen Farbwechsel beschreiben Péron und Panceri bei den Pyrosomen, deren Licht von Meyen und Tilesius als grünlichblau, von Darwin als ausgesprochen grün, von Vogt als weingelb bezeichnet wird. Nach Péron leuchteten sie in der Ruhe und beim Absterben gelb oder schmutzig-grün, bei Reizung glühend rot und mit abnehmender Leuchtkraft rot, orange, grünlich, azurblau, wie es auch von Panceri berichtet wird. Einen ähnlichen Farbenwechsel aus Rot durch Blau in Grün will Giglioli bei Appendicularien beobachtet haben.

Wie bei *Bolina* sah Panceri auch das Licht von *Pholas* subjektiv verschieden, indem es in der Dämmerung grün, bei Dunkeladaptation dagegen blau erschien. Auch *Phyllirrhoë* zeigte ihm ein bläuliches Leuchten.

Die Crustaceen und Insekten leuchten ebenfalls nur blau und grün, wie aus zahlreichen Angaben hervorgeht. Die Copepoden leuchten als grünliche Funken, Centropagiden eher grünlich oder bläulich, *Oncaea* (Giesbrecht) und *Metridia* (Böck) indessen blau. Die Ostracoden zeigen ein lebhaft blaues (Doflein) oder himmelblaues Licht (Müller), doch leuchtet *Conchoecia* nach Kiernik grünlich.

Die Euphausien leuchten nach Dana, Doflein und Trojan grünlich, ihre Larven (Giesbrecht) und *Boreophausia* (Kiernik) blau, wie auch die Augenorgane nach Murray bläulichweißes Licht spenden. Das Licht der Lampyriden wird als bläulichgrün (Schmidt), bläulich (Dubois), hellbläulich oder grünlich oder glänzend gelb (Tiedemann), grün (Darwin, *L. occidentalis*), smaragdgrün (Lindemann), bläulich (Verhoeff, *Lamprorhiza splendidula*, *Phosphaenus hemipterus* (Müller) angegeben. *Homalisus suturalis* leuchtet nach Bertkau grünlich, die Puppe von *Phengodes laticollis* nach Atkinson schön bläulichweiß, wie auch die Larve von *L. noctiluca* nach Owsiannikow bläulich leuchten soll. Das grünlichgelbe Licht von *Lampyris splendidula* soll nach Macaire in Chlorgas oder beim Erwärmen ins Rötliche übergehen, eine Erscheinung, die sich trotz der zahlreichen Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf das Leuchten indessen sonst nirgends erwähnt findet.

Auch bei *Luciola italica* wird von mehreren Seiten ein Farbwechsel behauptet. Nach Grotthuss soll ihr grünliches Licht bei gesteigerter Intensität bis ins blendend Weiße übergehen, das mit bläulicher Beimischung auch von Carrara als die Farbe des intensivsten Leuchtens angegeben wird, während es anfangs grün erscheint. Andere Autoren nennen das Licht der *Luciola italica* blaßbläulich (Spallanzani), grüngelb (Verworn), grünlich (Peters), gelblich (Emery) oder sprechen von einem Uebergang ins Goldgelbe (Dubois).

Bei *Pyrophorus* schreibt Dubois den Larven eine bläuliche, den ausgebildeten Käfern eine schön grüne Farbe ihrer Lumineszenz zu. Spix und Martius nennen ihr Licht bald glänzend hell, bald bläulich oder rötlich. Nach Heinemanns langjährigen Beobachtungen ist die Leuchtfarbe des *Cucujo* bei hellem Tageslicht fast rein hellgelb mit sehr geringer Beimischung von Grün, in der Morgen- und Abenddämmerung ein intensiv glänzendes Gelb mit leichter Beimischung von Rot; bei Dunkelheit zeigt sich dagegen ein bläulicher Ton, der bei Gas- oder Lampenlicht der gelbgrünen Färbung Platz macht. Isolierte Leuchtorgane leuchten indessen niemals hellgrün, sondern mehr wie Phosphor.

Die Farbe des von Leuchtfischen produzierten Lichtes wird sowohl bei den Selachiern wie bei den Teleostiern von den meisten Beobachtern als grünlich bezeichnet, so von Bennett bei *Squalus fulgens*, von Beer bei *Spinax niger*, ebenso bei Myctophiden (Nissen), *Astronesthes* (Vanhöffen, Reinhardt), *Anomalops* (Steche). *Porichthys* soll nach Greene weißes Licht entsenden, *Idiacanthus fasciola* nach Chun ziemlich intensiv blaues.

Einen lebhaften Farbenwechsel konnte MANGOLD beim Leuchten von *Maurolicus Pennantii* feststellen, wo beim lebenden Tiere weißes, gelbes, grüngelbes, grünliches oder blaues Licht auftrat, wobei Gelb und Grüngelb bevorzugt waren. Nach MANGOLD handelt es sich dabei um Strukturfarben, die nach dem Prinzipe dünner Blättchen an den Fasern der Reflektorschichten entstehen, so daß die Farben je nach dem Einfallswinkel des Lichtes wechseln. Schon BRAUER (68) spricht davon, daß der Reflektor bei Stomiatiden im Leben violett, rot oder grün leuchten kann, und CHUN beobachtete beim Töten von *Melanostomias melanops* in Formol einen Uebergang von grünlichblauer zu prachtvoll bläulicher Farbe.

Auch bei Tintenschnecken entdeckte CHUN (99, 100) Einrichtungen an den Leuchtorganen, welche geeignet erscheinen, die Qualität des produzierten Lichtes zu beeinflussen. Am lebenden *Pterygioteuthis* glänzten die drei mittleren Augenorgane prachtvoll ultramarinblau, das mittlere der Ventralorgane himmelblau, und die Analorgane zeigten eine rubinrote Färbung, wie sie sich auch an konservierten Organen beobachten ließ und durch die Linsenzellen bedingt ist, die wie eine farbige Scheibe vor den Leuchtkörper eingeschaltet sind. Auch von den mit einem rosafarbenen Pigment gefüllten Chromatophoren von *Calliteuthis* und *Chiroteuthis* glaubt CHUN, daß sie, während des Leuchtens sich ausbreitend, wie eine bunte Scheibe wirken.

Ueber das Spektrum der organismischen Lumineszenz besitzen wir eine ganze Reihe von Angaben mehrerer Forscher, die das von Pflanzen und Tieren erzeugte Licht mit verschiedenen Methoden und sehr verschiedener Exaktheit untersuchten. Zunächst berichteten ACHARD (1, s. 410) vom Lichte des faulenden Holzes und MURRAY (430, s. 126) von dem der Lampyriden, daß es sich durch ein Prisma nicht zerlegen lasse, doch bereits BECQUEREL (33) stellte den Satz auf, daß das tierische Licht stets ein kontinuierliches Spektrum ohne dunkle Linien ergebe (s. 126, p. 25). In demselben Jahre hatte RAY-LANCASTER (499) gefunden, daß das leuchtende Sekret von *Chaetopterus insignis* ein Spektrum liefert, das von einer Stelle der zum Rot gewendeten Seite der E-Linie bis zu einer Stelle auf der gleichen Seite der Linie G reiche (s. 459). PANCERI (456, 453, 459) bezeichnet das Spektrum bei allen lebend untersuchten Tieren, *Pholas, Beroë, Alcinoë, Pelagia*, wie bei toten *Eledone* als monochromatisch und bildet auch ein Spektrum ab (453), das nur aus einem blauen Streifen zwischen E und F besteht. SECCHI (543), der anfangs PANCERIS Angaben bestätigte, erkannte den Irrtum bei der Untersuchung von leuchtenden Würmern der terrestrischen Fauna, deren Spektrum sich als kontinuierlich vom Rot bis Violett erwies. Das gleiche fand er dann auch an getrockneten Pyrosomen, die bei der Anfeuchtung wieder aufleuchteten; nur war hier das Rot schwächer als bei den Würmern. Ebenso zeigte sich auch bei leuchtenden Alcyonarien ein leuchtendes Spektrum (MOSELEY, 419). Auch bei den Leuchtinsekten ergab sich durch die Untersuchung von PASTEUR (463) an *Pyrophorus* ein kontinuierliches Spektrum, dem nach HEINEMANN (261) fast die Hälfte des Blau und etwas vom Rot fehlt im Vergleich zum Spektrum einer Petroleumflamme. Auch LEHMANN, AUBERT und DUBOIS (16), YOUNG (646), MELDOLA (395), SCHNAUSS (534) untersuchten die Spektren bei

Pyrophorus und *Lampyris*, bei welcher Jousset de Bellesme (44) und Conroy (108) ein Ueberwiegen des Grün konstatierten.

Weit brauchbarer erscheinen die Angaben von Langley und Very (330), welche in ihren sorgfältigen Versuchen das Spektrum der thorakalen und abdominalen Leuchtorgane von *Pyrophorus noctilucus* mit einem auf Grund photometrischer Messungen als ebenso lichtschwach betrachteten Sonnenspektrum verglichen und dabei fanden, daß das Spektrum des Insektenlichtes im Grün eine höhere Intensität besitzt, sich im Rot weniger weit ausdehnt und nach dem Violett hin früher und schärfer abschneidet als das Sonnenspektrum (s. Fig. 85). Bei Verstärkung des Insektenlichtes schien sich das Spektrum nach dem blauen Ende hin zu verbreitern. Das grünliche Licht der thorakalen Leuchtorgane gab ein Spektrum, das sich von 0,468 μ bis 0,640 μ, also von etwas jenseits F bis nahe an C erstreckte und seine maximale Helligkeit im Grün bei E bei einer Wellenlänge von 0,53 μ besaß. Das Licht des abdominalen Leuchtorganes erwies sich als etwa zweimal so stark als das des thorakalen; bei einem Vergleiche mit dem Spektrum einer Bunsenflamme zeigte sich das Insektenlicht stärker im Grün.

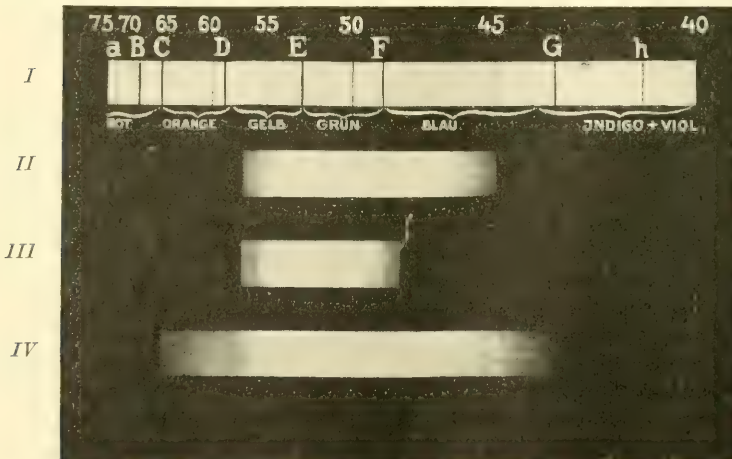


Fig. 85. Spektrum *I* vom Sonnenlicht, *II* von *Bacterium phosphoreum*, *III* von *Mycelium X*, *IV* von *Pyrophorus noctilucus*. (*I—III* nach Molisch, *IV* nach Langley und Very.)

Nach diesen Messungen hat das Insektenlicht sein Maximum also im Grün, und es fehlt ihm an roten und sehr wahrscheinlich auch an ultraroten Strahlen.

Das kontinuierliche Spektrum von Pilzen und Bakterien hat zuerst F. Ludwig (362) nachgewiesen, der mikrospektroskopisch das Licht des *Agaricus* und des *Micrococcus Pflügeri* untersuchte und fand, daß das Spektrum bei ersterem von 45—76 der Sorby-Browningschen Skala (für D = 50, E = 72,1, C = 76,1) und bei letzterem von der Frauenhoferschen Linie b bis ins Violette reichte (s. 8).

Forster (202) und Engelmann fanden bei Leuchtbakterien von Seefischen mittels des Zeiss-Abbeschen Mikrospektralokulars ein kon-

tinuierliches Spektrum von λ 0,58—0,43, also geringer Ausdehnung nach Rot und Violett, und — wie sie auch BARNARD und MACFADYEN (25) feststellten — mit der maximalen Helligkeit bei 0,48—0,51.

Eingehendere Versuche hat dann auch wieder MOLISCH (410, p. 131) angestellt, der das Licht der Kulturen verschiedener Arten von Bakterien wie auch seines *Mycelium X* mit dem ZEISSschen Vergleichsspektroskope untersuchte. Für das Vergleichsspektrum benutzte er dabei die blaue Flamme eines Bunsenbrenners. MOLISCH betont, daß es bei der geringen Lichtintensität der Spektra wohl nicht gut möglich ist, ihre Ausdehnung mit der größten Genauigkeit anzugeben. Auch MOLISCH prüfte nur den sichtbaren Teil des Spektrums und fand, daß sich dasselbe bei *Bacterium phosphoreum* (COHN) MOLISCH, wie auch bei *Bacterium phosphorescens* FISCHER, und *Bacillus photogenus* MOLISCH von λ 570 bis λ 450, beim *Mycelium X* von λ 570 bis λ 480 ausdehnt (s. Fig. 85). Am Spektrum der außerordentlich stark blaugrün leuchtenden *Pseudomonas lucifera* MOLISCH (*Bacillus lucifer*) konnte MOLISCH auch Grün, Blau und Violett unterscheiden, der erste Fall, in welchem das Spektrum pflanzlichen Lichtes Farben erkennen ließ.

Nach diesen Untersuchungen sind also auch die Spektra der Leuchtpilze kontinuierlich, ohne dunkle Linien, und lassen wegen ihrer geringen Lichtintensität meist keine Farben erkennen. Auch im Pilzlicht wie in dem des *Pyrophorus* überwiegen die grünen Strahlen, und das Bakterienspektrum zeigt nach dem violetten Ende hin eine größere Ausdehnung als das der höheren Pilze.

Auch GORHAM (229) konnte feststellen, daß das Spektrum des Bakterienlichtes aus einem kontinuierlichen Streifen im Blau und Grün besteht.

2. Art des Leuchtens.

Für die **Art des Leuchtens** galt bis vor kurzem als grundsätzlicher Unterschied zwischen pflanzlichen und tierischen Organismen, daß erstere stets ein konstantes Licht verbreiteten, letztere dagegen niemals. Bakterienkulturen wie Pilzmycelien können jahrelang leuchten, und die Leuchtdauer der einzelnen Pilzzelle veranschlagt MOLISCH wenigstens auf viele Tage. Heute wissen wir durch die Berichte von VORDERMANN und STECHE über *Photoblepharon* und *Anomalops*, daß auch manchen Tieren eine ununterbrochene Lichtproduktion eigen ist. Auch die leuchtenden Haifische (288) scheinen konstant zu leuchten. Für ein solches Verhalten bei manchen Knochenfischen spricht nach BRAUER schon die Abdrehbarkeit ihrer Leuchtorgane, wie sie z. B. an dem dreieckigen, hinter dem Auge gelegenen Organe von *Melanostomias* (CHUN, 100) und auch bei *Echiostoma* beobachtet wurde, wie es auch ferner STECHE bei *Anomalops* fand, während bei *Photoblepharon* eine hochziehbare Lidfalte zur Abblendung des konstanten Lichtes dient.

Wo wir bei Tieren eine ununterbrochene Lichtproduktion finden, fehlt es demnach offenbar niemals an einer Vorrichtung, dieselbe unter gewissen Bedingungen sofort vor der Außenwelt zu verhüllen.

Eine periodisch auftretende und viele Stunden lang anhaltende Lichtproduktion haben wir bei den leuchtenden Insekten kennen gelernt. Während bei ihnen durch mancherlei Reize eine Steigerung oder Schwächung der Lichtstärke hervorgerufen werden

kann, auch in gewissen Fällen, wie beim ventralen Leuchtorgan des *Pyrophorus*, durch mechanische Vorrichtungen eine Verhüllung des Lichtes ermöglicht wird, zeigen die meisten der sonst bekannten leuchtfähigen Tiere eine nur auf Reizung hin erfolgende Lichtproduktion.

Dabei kann das Licht ein intermittierendes, mehrmals aufblitzendes und wieder verlöschendes sein oder für kurze Zeit als ruhiger Schein auftreten, es kann in einzelnen Leuchtorganen oder in allen nacheinander oder zugleich auftreten, es kann sich auch am einzelnen Leuchtorgane in flammender, flackernder und funkelnder Bewegung zeigen, je nachdem es abwechselnd an einzelnen Stellen auftritt oder verschwindet, oder aber einen stetigen ruhigeren Eindruck machen, wenn es sich in allen Teilen der leuchtenden Flächen gleichmäßig entzündet und erlischt.

3. Intensität.

Die Intensität des Organismenlichtes ist nur von einigen wenigen Forschern in exakter Weise untersucht worden, während viele subjektiv gefärbte und darum kaum brauchbare Angaben darüber gemacht wurden, die sich gewöhnlich darauf beziehen, ob man bei dem Lichte eines oder mehrerer Tiere die Uhr oder ein Gesicht zu erkennen oder Druckschrift zu lesen vermochte. Um nur einige der zahlreichen derartigen Angaben anzuführen: so genügte nach Plinius eine einzige *Pholas*, um $^1/_4$ Pfund Milch so hell aufleuchten zu lassen, daß die Gesichter der Umstehenden im dunkeln Zimmer deutlich wurden. Nach Humboldt waren Buchstaben beim Meerleuchten noch in 4—5 Fuß Entfernung zu lesen, Quatrefages (491, p. 262) konnte beim Licht von 5—6 Löffeln voll Noctiluken, die auf einem Filter gesammelt wurden, die Uhr noch in 1 Fuß Entfernung erkennen, bei einem moribunden *Spinax niger* war das Leuchten nach Beer auf 3—4 m zu erkennen, Hermbstädt konnte beim Lichte von 80 Johanniskäfern noch nicht lesen, während Heinemann ein einziger *Pyrophorus* dazu genügte und Jousset de Bellesme die ♀ von *Lampyris noctiluca* noch auf 200 m leuchten sah (44, p. 124) [NB. Die Angabe bei Bongardt (58, p. 306), daß ihr Leuchten auf 1200 m noch sichtbar war, beruht wohl auf einem Druckfehler]. Die ersten photometrischen Untersuchungen scheint Dubois 1886 angestellt zu haben, der für die Lichtintensität des Brustorganes von *Pyrophorus* zu dem Werte von $^1/_{150}$ MK. gelangte. Bei den Leuchtfischen der Bandasee maß Weber die Lichtstärke mittels berußter Glasscheiben, die eben das Licht zum Verschwinden brachten und, wie die nachherige Bestimmung ergab, die Intensität des weißen Lichtes auf $^1/_{780}$ herabsetzten. Die benutzten Gläser erwiesen sich aber als undurchlässig für Blau, auch wurde der Adaptationszustand des Auges nicht berücksichtigt. Steche kam durch gemeinschaftlich mit v. Brücke angestellte Untersuchungen zu dem Schlusse, daß Webers Angaben etwa einer Lichtintensität von 0,00012 MK. entsprechen. Auf anderem Wege gelangte Steche für das Leuchtorgan von *Photoblepharon* zu dem Werte von 0,0024 MK. Nachdem er nämlich festgestellt hatte, daß sich seine Uhr nach 5 Min. Aufenthalt im dunklen Zimmer bei diesem Lichte noch in 2 m Entfernung deutlich ablesen ließ, bestimmte er nachträglich die hierzu erforderliche Lichtintensität, wobei sich obiger Wert ergab. Mittels des

BUNSENschen Fettfleckphotometers bestimmte LODE (359) die Lichtintensität bei den Leuchtbakterien *Vibrio Rumpel* und *Vibrio Elvers*. Für ersteren ergab sich pro Quadratmillimeter 0,000000000785 HEFNER-Kerzen, daher pro 1000 qm 0,785 HEFNER-Kerzen = 0,562 deutsche Normalparaffinkerzen. Demnach liefern erst rund 2000 qm leuchtender Koloniefläche die Helligkeit einer deutschen Normalkerze, und die Innenwände der Peterskirche in Rom, bis zu einer Höhe von 10 m leuchtend gedacht, würden wenig mehr Licht ausstrahlen als eine gewöhnliche Stearinkerze.

Auch die Wirkung auf die photographische Platte gibt ein Bild von der Intensität des Organismenlichtes. Fig. 86 zeigt nach MOLISCH (406, 410) die Photographie einer Petrischale mit Kolonien von *Bacterium phosphoreum* nach 15-stündiger Expositionszeit der SCHLEUSSNER-Gelatine-Emulsionsplatte. Eine kurze Ex-

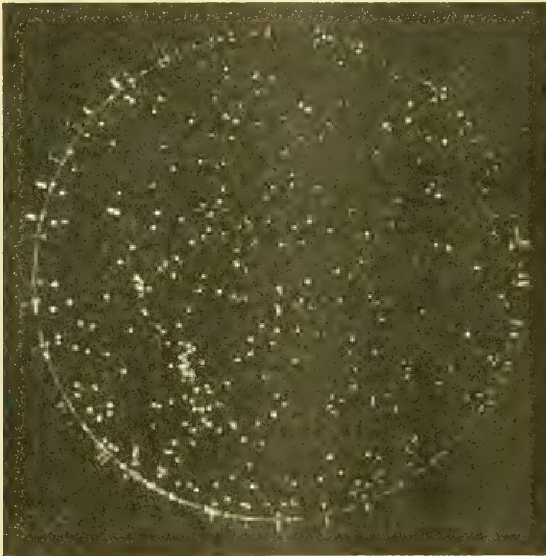


Fig. 86. Photographie leuchtender Bakterienkolonieen im Eigenlichte. (Nach MOLISCH.)

positionszeit von 5 Minuten genügt bereits zur Aufnahme; dann zeigt sich in der Mikrophotographie, daß der Rand als die Hauptwachstumszone stärker leuchtet als die Mitte der Kolonie (Fig. 87). Die Fig. 88 zeigt ebenfalls nach MOLISCH die Wirkung des Bakterienlichtes nach einer Belichtung von 60, 30, 10, 5, 3 und 1 Sekunde und beweist, daß bereits nach 1 Sekunde eine deutliche Beeinflussung der Platte stattfindet, während *Mycelium X* selbst nach einer Viertelstunde noch keine merkliche Wirkung ausübt, was MOLISCH auf die Verkürzung des Spektrums in der blauen Hälfte zurückführt.

Aus den sorgfältigen Untersuchungen von SUCHSLAND (572) und besonders von MOLISCH (410, p. 141) geht mit Sicherheit hervor, daß das Bakterienlicht die photographische Platte wie gewöhnliches Tageslicht beeinflußt, daß es also weder die Eigenschaften der Röntgen-

strahlen besitzt, wie Dubois (164) für das Bakterienlicht und Muraoka (426, 427) für das der Leuchtkäfer fälschlich aus ihren Versuchen schlossen, noch die der Becquerelstrahlen, wie Muraoka nach seinen mit wenig Exaktheit und Kritik ausgeführten Untersuchungen (426, p. 780) glaubte annehmen zu dürfen.

Als Quelle dieser Irrtümer erkannte Molisch die chemische Beeinflussung der photographischen Platte durch Holz, Karton und Papier, eine Wirkung, die, wie wir an anderer Stelle besprechen wollen, auch lebenden tierischen Geweben zukommt. Auch konnte

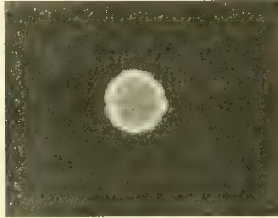


Fig. 87.

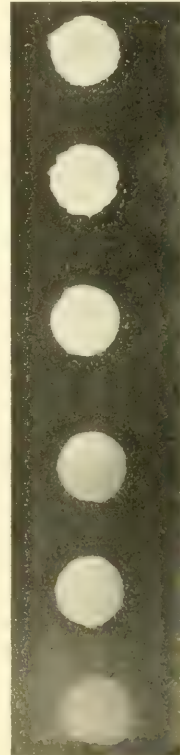


Fig. 88.

Fig. 87. Mikrophotographie einer Kolonie von *Bacterium phosphoreum* im Eigenlichte (Nach Molisch.)

Fig. 88. Photographische Wirkung des Bakterienlichtes nach 60, 30, 10, 5, 3 und 1 Sekunde Belichtungszeit. (Nach Molisch.)

Schurig (541, p. 132) von Lampyriden, die er in eine Schachtel verschloß, keine Belichtung einer mit schwarzem Papier umhüllten Platte erhalten.

Veränderungen der Intensität der Lumineszenz lassen sich, wie aus zahlreichen bereits erwähnten Angaben hervorgeht, sowohl an lebenden Tieren mit den Veränderungen der Leuchtfähigkeit unter dem Einflusse der verschiedensten, durch äußere Bedingungen, wie Jahreszeit, Tageszeit, Licht, Wärme, mechanische, chemische und elektrische Bedingungen, oder durch innere physiologische Zustände, wie Lebensfähigkeit und Sexualperioden, hervorgerufenen Veränderungen beobachten, ferner lassen sie sich auch an isolierten Organen und ausgeschiedenen Sekreten selbst nach Trocknen und monatelangem Aufbewahren unter der Einwirkung besonders von mechanischen, chemischen und thermischen Einflüssen noch vielfach feststellen, wie aus weiteren Ausführungen hervorgehen wird.

4. Wärmeentwicklung.

Die Wärmeentwicklung, welche den Leuchtprozeß begleitet, ist mehrfach, besonders im Hinblick auf die Hypothese, daß das Leuchten auf einer Verbrennung beruhe, Gegenstand der Untersuchung

gewesen. Die älteren Versuche von HULME an leuchtendem Fischfleisch, von MATTEUCCI (392) an *Luciola* und von QUATREFAGES an *Noctiluca*, bei welchen die Temperatursteigerung einfach mit dem Thermometer abgelesen werden sollte, verliefen völlig negativ, und so kommt QUATREFAGES (491, p. 263) auch bereits zu dem Schlusse, daß die Wärmeentwicklung, wenn eine solche überhaupt das Leuchten begleitet, in gar keinem Verhältnis zur Lichtproduktion stehe. Auch PANCERI (453, 456) gelang es nicht, bei *Pyrosoma*, *Pholas*, Pennatuliden, Siphonophoren und *Pelagia* mittels des Quecksilberthermometers eine Temperatursteigerung an ihrer leuchtenden Oberfläche oder im umgebenden Wasser nachzuweisen, und auch durch thermoelektrische Messungen ließ sich selbst bei Verwendung der Leuchtorgane von 50 Pholaden, die durch Süßwasser zu starkem, andauerndem Leuchten gebracht wurden, keine nennenswerte Wärmeentwicklung nachweisen. Daß es sich bei der Lumineszenz der Organismen um ein kaltes Licht, ein Licht ohne Wärme handelt, schlossen LANGLEY und VERY (330) bei ihren sorgfältigen Untersuchungen über *Pyrophorus noctilucus* schon aus dem Mangel an roten und wahrscheinlich auch an ultraroten Strahlen im Spektrum des Käferlichtes. Indem diese Forscher die von der Lumineszenz unabhängige tierische Wärmeproduktion ausschlossen, bestimmten sie auf bolometrischem Wege die von dem Spektrum der Leuchtorgane ausstrahlende Wärme. Dabei ergab sich, daß das Insektenlicht nur von etwa $^{1}/_{400}$ der Wärmeproduktion begleitet ist, die sonst von gleichartig leuchtenden Flammen ausgeht. Die leuchtende Fläche liefert pro Quadratzentimeter und Minute 0,0024 Kalorien, und ein an Stelle des Bolometers eingeschaltetes Quecksilberthermometer mit einer Kugel von 1 cm Durchmesser würde in der der Bolometerexposition entsprechenden Zeitdauer nur um 2—3 Millionstel eines Grades Celsius ansteigen.

Mit Recht weisen LANGLEY und VERY demnach darauf hin, daß dieses Licht mit dem 400. Teile des Energieaufwandes entsteht als Kerzenlicht und noch viel ökonomischer hergestellt wird als elektrisches Licht, daß die Natur hier also die biligste Form des Lichtes produziert. Es wird bei der organismischen Lichtproduktion also, wie auch PFEFFER (474, p. 860) hervorhebt, viel sparsamer gearbeitet, als wenn ein Körper durch Erhitzen zur Aussenduug von leuchtenden Strahlen gebracht wird.

Die Möglichkeit einer solchen Lichtproduktion ohne Wärmeentwicklung suchte PFLÜGER vom Standpunkte der Oxydationshypothese in folgender Weise zu erklären:

Wenn einzelne in einer (relativ) großen zusammenhängenden Masse (Leuchtzelle) zerstreute Atome verbrennen und hierbei eine sehr hohe Temperatur (Weißglühhitze) erlangen, so wird eine merkbare Temperatursteigerung der ganzen Masse nicht eintreten, wenn die durch Verbrennung erzeugte Wärmemenge einen sehr kleinen Bruchteil einer Wärmeeinheit beträgt. Denn eine selbst sehr hohe Temperatur einer bestimmten Summe von Molekülen vermag eine endliche Masse nicht merkbar zu erwärmen, wenn das Gewicht dieser Moleküle gegen das Gewicht der Gesamtmasse fast verschwindend klein ist, besonders wenn, wie hier, die spezifische Wärme der Gesamtmasse außerordentlich groß ist, und wenn diese Gesamtmasse in der Zeiteinheit durch Leitung und Strahlung fast ebenso viel Wärme verliert, wie sie durch Oxydation gewinnt (PFLÜGER, 476, p. 262).

IV. Einfluß physiologischer Bedingungen und Reize.

1. Jahreszeit und Tageszeit.

Der Einfluß der mit den Jahreszeiten wechselnden Entwicklungsperioden auf die Lichtproduktion ist uns schon bei den Leuchtkäfern in deutlichster Weise entgegengetreten, doch sahen wir hier die Fähigkeit, auf Reize mit Leuchten zu antworten, das ganze Jahr über bestehen. Bei den pelagischen Copepoden pflegt das Leuchten im Sommer und Herbst auszubleiben, in den ersten Monaten des Jahres aber sehr regelmäßig aufzutreten (221, p. 252). Eine ähnliche Abhängigkeit liegt vielleicht der Angabe Greenes zugrunde, daß er bei *Porichthys* nur zur Laichzeit bei männlichen Tieren durch Reizung Leuchten erzielen konnte, die am Strande die junge Brut hüteten, während zwei im tiefen Wasser gefangene Exemplare auf keine Weise zum Leuchten zu bringen waren. Im Anschluß an diese Beobachtung weist dann Brauer (71, p. 153) auf die Möglichkeit hin, daß auch bei anderen Fischen die Lichtproduktion, ähnlich wie das Hochzeitskleid mancher Arten, nur zur Fortpflanzungszeit auftritt. Als Gegenbeweis für diese Annahme führt Steche (563), der von seinen konstant leuchtenden Fischen leider keine Jugendstadien fand, die von den Fischern der Bandasee erhaltene Auskunft an, daß die Leuchtfische dort das ganze Jahr über vorkämen.

Während nun diese konstant leuchtenden Fische auch bei Tage ungeschwächt weiterleuchten, und bei den meisten anderen Leuchttieren auch bei Tage durch verschiedenartige Reize stets Lichtproduktion hervorgerufen werden kann, wird von gewissen Formen eine merkwürdige, vom Wechsel der Tageszeit abhängige Periodizität der Leuchtfähigkeit berichtet.

So stellte Zacharias (647) bei sämtlichen Ceratienfängen eines bestimmten Oktobertages in dreitägiger Beobachtung fest, daß von der Morgenfrühe bis 5 Uhr nachmittags selbst durch Schütteln keine Spur von Lichtproduktion hervorgerufen war, während nach 5 Uhr stets ein lebhaftes Funkeln begann, wie es sonst bei *Ceratium* dauernd stattfand. Der Beobachter meint, daß diese Verschiedenheit in der Disposition zum Leuchten möglicherweise mit der Wassertemperatur zusammenhing, die an jenem Tage 2° weniger betrug. Die gleiche Erscheinung fiel auch Moore (416) bei seinen Copepoden auf, die er übrigens nicht von den mitgefangenen Dinoflagellaten (Ceratien) und anderen Planktonten trennte: sie leuchteten nur in den Stunden der Dunkelheit, selbst wenn sie 12 Tage lang ununterbrochen im Dunkeln gehalten wurden, während des Tages dagegen zeigten sie kein spontanes Leuchten und bewiesen sich auch gegen den mechanischen Reiz refraktär. Moore bringt diese Periodizität mit einem vielleicht anzunehmenden, allerdings nicht sehr wahrscheinlichen periodischen Wechsel von Ruhe und Tätigkeit der Leuchtdrüsen zusammen.

Diese auf dem Gebiete der tierischen Lumineszenz fast einzig dastehenden Tatsachen liefern einen bemerkenswerten Beitrag zur Lehre vom Gedächtnis der lebenden Substanz und erinnern an das von Gamble und Keeble (211) und von Bohn (54) beschriebene Verhalten von *Convoluta roscoffensis*, die ihr von Ebbe und Flut ausgelöstes periodisches Auf- und Absteigen auch im Aquarium noch beibehält, wo keine Flut mehr auf sie einwirkt.

Auf eine tägliche Periodizität der Leuchtfähigkeit hat auch schon Massart (391) bei *Noctiluca* hingewiesen, die bei Tage durch Schütteln kaum zum Leuchten zu bringen war, auch wenn die Versuche im Dunkeln stattfanden.

2. Licht.

Von hohem Interesse ist hierbei natürlich die Frage, wie weit der Einfluß des Lichtes imstande ist, die Lichtproduktion im günstigen oder ungünstigen Sinne zu beeinflussen. Gerade bei Noctiluken soll Henneguy (s. 305, p. 145) gefunden haben, daß sie durch Belichtung ihre Leuchtfähigkeit verloren und sie stets erst nach einem $^1/_2$-stündigen Aufenthalt im Dunkeln wiedergewannen. Aehnliche Versuche sind auch bei leuchtenden Ctenophoren angestellt worden. Schon Allman (6) hatte eine hemmende Wirkung der Belichtung bei *Beroë* erwähnt, und Panceri (456, p. 65) sah bei seinen Versuchstieren unter dem Einfluß des direkten Sonnenlichtes oder der diffusen Tagesbeleuchtung wie auch des Scheines von Oel-, Petroleum- oder Gaslampen stets sowohl die spontane Lumineszenz wie die Leuchtfähigkeit auf Reize schwinden und erst im Dunkeln nach einer $^1/_4$ oder $^1/_2$ Stunde wiederkehren; selbst das Mondlicht schwächte ihre Leuchtkraft. Das gleiche Ergebnis hatten die Untersuchungen von A. Peters (470), der bei seiner Leuchtctenophore *Mnemiopsis* feststellte, daß eine bestehende Lichtproduktion schon durch eine 3 Minuten währende Insolation unterbrochen wird, um im Dunkeln nach 2 Minuten, bei beständiger mechanischer Reizung bereits nach 1 Minute zurückzukehren. Das Leuchten ließ sich auch durch den mechanischen Reiz nur im Dunkeln und nicht bei diffuser Tagesbeleuchtung herbeiführen, so daß sich also Dunkelheit und mechanische Reizung als die beiden notwendigen Bedingungen für die Lichtentwicklung erwiesen. Zur Erklärung dieser Erscheinungen nimmt Peters an, daß nur bei Dunkelheit die Bildung der Leuchtsubstanz im Stoffwechsel und ihre Dissimilation auf mechanische Reizung hin erfolgt, während im Lichte keine weitere Produktion stattfindet oder die Leuchtsubstanz wieder zersetzt oder zur Produktion einer anderen Energieform verwendet wird. Man könnte danach weiter vermuten, daß auch die bei fortgesetzter mechanischer Reizung allmählich eintretende Erschöpfung der Lichtentwicklung wenigstens teilweise darauf beruht, daß durch das selbstproduzierte Licht eine weitere Bildung von leuchtfähiger Substanz unmöglich gemacht wird, ein Vorgang, der an die Hemmung fermentativer Prozesse durch die dabei entstehenden Stoffe erinnern würde.

Auch bei Leuchtkäfern scheint eine derartige hemmende Wirkung der Belichtung auf die Lichtproduktion zu bestehen. Zwar leuchtet *Pyrophorus* auch stets bei Tage, wenn er geweckt wird, doch sah Heinemann (260) unter der Einwirkung von Tages- oder auch Petroleumlampenlicht und ähnlich bei Mondlicht sowohl die Bewegungen als auch die Lichtproduktion aufhören. Die Angabe Macaires (374), daß *Lampyris* nach Absperrung vom Tageslicht nicht zu leuchten vermöge, erinnert an die an anderer Stelle erwähnte Hypothese der älteren Forscher, daß die tierische Lumineszenz nur auf einem Zurückstrahlen der empfangenen Insolation beruhe. Demgegenüber betont schon W. Peters (471) und auch Matteucci (392), daß seine italienischen Leuchtkäfer noch nach 8-tägigem Aufenthalt

im Dunkeln leuchteten. Nach Steinach (567) sind die ♀ von *Lampyris noctiluca* und *splendidula* bei Tage ganz dunkel, während beim ♂ ein minimales Glimmen fortbesteht.

3. Temperatur.

Der Einfluß der Temperatur auf die Lichtentwicklung ist am besten bei den Bakterien untersucht worden (vgl. Molisch, 412). Die tropischen Photobakterien ziehen höhere Temperaturen vor als unsere heimische Flora. Im allgemeinen tritt in der Nähe der oberen Temperaturgrenze des Wachstums eine Schädigung des Leuchtvermögens ein, während niedere Temperaturen besser vertragen werden, so daß man sich mit Bakterien leuchtendes Eis verschaffen kann (Tarchanoff (576), Molisch (412). Nach Macfadyen, Barnard und Rowland (25, 378, 381) stellen photogene Bakterien, wenn sie der Temperatur flüssiger Luft (—172° bis —190°) 20 Stunden oder 1 Woche lang ausgesetzt werden, das Leuchten zwar ein, entwickeln aber nach dem Auftauen wieder Licht, jedoch nicht, wenn sie durch Zerreiben zerstört werden (s. 412, p. 632).

Daß das Leuchten der Lampyriden beim Gefrieren aufhört, um beim Auftauen wiederzukehren, obgleich das Leben erloschen bleibt, war schon Spallanzani, Hulme, Pl. Heinrich bekannt (s. 586) und wurde von Bongardt (57) bestätigt. Auch leuchtender Schnee ist gelegentlich, so von Lilljeborg (s. 221, p. 650) bei Spitzbergen beobachtet worden. Bei einer Temperatur von — 10° C leuchteten darin massenweise Copepoden, *Metridia armata*.

Aus der beifolgenden Tabelle, welche die wichtigsten Beobachtungen über die Temperaturgrenzen der Lichtproduktion enthält, zeigt sich deutlich, daß diese die Temperaturgrenzen der Lebensfähigkeit nach unten wie nach oben überschreitet, was durch die Tatsache, daß das Leuchten nicht absolut an das Leben der Organismen gebunden ist, verständlich erscheint. Bei *Pyrophorus* ließ sich noch bei — 100° das Leuchten beobachten, und nach Bongardt hörte es bei *Lampyris* erst bei 59° auf, während die Tiere schon bei 48° abstarben. In Krukenbergs Versuchen mit *Pteroides griseum* (318, p. 88) scheint es sich allerdings umgekehrt verhalten zu haben.

Aus zahlreichen Versuchen geht noch eine weitere Bedeutung der Temperatur hervor, insofern als eine Erhöhung derselben als Reiz an Leuchtorganen lebender und auch abgestorbener Tiere die Lichtproduktion hervorzurufen oder die Lichtintensität zu steigern vermag (s. z. B. 221, p. 655).

(Siehe Tabelle p. 345.)

4. Mechanische Reizung.

Die hohe Bedeutung des mechanischen Reizes zur Anregung der Lichtproduktion geht bereits aus einer Fülle von Tatsachen hervor, die in den vorhergehenden Kapiteln Erwähnung fanden. Wohl sämtliche Tiere, die keine kontinuierliche Lumineszenz aufweisen, lassen sich durch mechanische Reize verschiedenster Art zum Leuchten bringen, und bei vielen bildet unter natürlichen Bedingungen der mechanische Reiz den gewöhnlichen Anstoß zur Lichtentwicklung. Radiolarien (Brandt, 66), *Noctiluca* (s. u. a. Ehrenberg, 173;

Tabelle der Temperaturgrenzen der Lumineszenz der Organismen.

Leuchtorganismus	Autor	Minimum	Optimum	Maximum
Pseudomonas javanica	EIJKMAN	—20° C	25—33° C	45° C
Photobacter. indicum BEIJER.		.	30—32° C	.
„ *luminosum*		.	25—28° C	.
Bacter. phosphorescens FISCHER	LEHMANN	—12° C	.	39,5° C
„ *phosphoreum* COHN	MOLISCH	— 5° C	16—18° C	28° C
Leuchtbakterien	HELLER	—14° R	.	.
Seefischbakterien	FORSTER	.	bis 20° C	32° C
Leuchtbakterien	TARCHANOFF	— 7° C	7—8° C	37°, 50° C
Agaricus olearius	FABRE	.	.	50°
„ „	KRUKENBERG	.	.	39,5°
Noctiluca	QUATREFAGES	—1°	.	40°
„	KRUKENBERG	.	.	40°
Ctenophoren	PETERS	(+ 9° C)	21,5° C	37° C
Beroë	PANCERI	.	.	40°
Pteroides griseum	KRUKENBERG	+ 28° C	34—39° C	40,5° C
Phyllirrhoë bucephalum	PANCERI	(35,6°)	44°	61°
Pholas dactylus	PANCERI	.	.	75°
Acholoë astericola	FALGER	.	.	40°
Pyrosoma	PANCERI	unter 0°		60°
Pyrophorus	DUBOIS	—100°	20—25°	47°
Lampyriden	SPALLANZANI	— 7°	17—21°	.
„	MACAIRE	—10°	33°	46—50°
Lampyris splendidula	BONGARDT	.	.	50—58°

BÜTSCHLI, 81; QUATREFAGES, 491, p. 270), Peridineen, wie *Ceratium* und *Pyrodinium, Pennatula, Pyrosoma* (PANCERI, 456), die leuchtfähigen Copepoden (GIESBRECHT, 122), Ophiuriden (MANGOLD, 386) und Tiefseefische (MANGOLD, 385) reagieren prompt mit Leuchten. Bei der Ctenophore *Mnemiopsis* (PETERS, 470) erwiesen sich Dunkelheit und mechanischer Reiz als die beiden notwendigen Bedingungen zur Lichtentwicklung. Dabei hört in den meisten Fällen, von denen hier nur wieder *Mnemiopsis* und die Ophiuriden als Beispiele herangezogen seien, nach kurzer Fortdauer der mechanischen Beeinflussung das Leuchten wieder auf, um nach einiger Zeit der Ruhe von neuem mechanisch ausgelöst werden zu können. Offenbar tritt dabei eine Erschöpfung und Erholung des Leuchtvermögens ein, die auf dem gesteigerten Verbrauch und der Regeneration des Leuchtstoffes beruhen, und wir müssen danach annehmen, daß der mechanische Reiz nicht so sehr im Sinne der Anregung der Neubildung leuchtfähiger Substanz wirkt, als daß er vielmehr eine gesteigerte Zersetzung des vorhandenen Leuchtstoffes hervorruft.

Ganz anders verhalten sich die Fische mit kontinuierlich leuchtenden Organen, bei denen STECHE nicht die geringste Intensitätsschwankung des Lichtes auf mechanische Reizung hin beobachten konnte.

Wenn es schon bei lebenden Tieren, noch mehr bei isolierten Organen, wie denen der Leuchtkäfer oder bei den Leuchtstacheln von Schlangensternen wahrscheinlich ist, daß besonders stärkere mechanische Reizung, wie Zerquetschen, direkt die leuchtfähige Substanz beeinflußt und zum leuchtenden Zerfall bringt, so geht dies mit noch größerer Sicherheit aus mancherlei Versuchen hervor. PANCERI (456) sah die ausgepreßte Leuchtsubstanz von *Pyrosoma* selbst nach Trocknen auf mechanischen Reiz hin wieder leuchten. Ferner erhielt JOUSSET DE BELLESME (44) an *Lampyris noctiluca* noch 3 Tage nach Abschneiden des Kopfes Lichtreaktion der Organe auf mechanischen

Reiz, und Verworn konnte sogar an isolierten Stückchen der Leuchtsubstanz von *Luciola italica* noch 40 Stunden post mortem durch Druck Leuchten hervorrufen (615), wie auch Heinemann (261) am getrockneten Leuchtorgan von *Pyrophorus* bei mechanischer Reizung ein lokalisiertes Leuchten beobachtete. Damit soll die Bedeutung der indirekten Wirkung des mechanischen Reizes keineswegs in Abrede gestellt werden, zumal eine solche aus vielen Versuchen hervorgeht. So läßt sich ja bei Fischen wie auch bei Schlangensternen durch lokale mechanische Reizung leicht eine Lichtproduktion auch in entfernteren Leuchtorganen erzeugen.

5. Elektrische Reizung.

Auch der elektrische Reiz kann zweifellos in verschiedener Weise die Lichtproduktion beeinflussen. Die indirekte und reflektorische Wirkung geht mit Sicherheit aus Mangolds (386) Versuchen an *Ophiopsila* hervor, die für mechanische Reizung wie für elektrische Reizung mit Induktionsströmen das gleiche Ergebnis hatten. Am unverletzten Tiere bringt die genügend starke Reizung eines Armes nicht nur in diesem, sondern auch in den anderen Radien Leuchten hervor. Wird indessen der Radialnerv eines Armes durchtrennt, so breitet sich die Leuchterregung stets nur im gereizten Arme und auch hier nur bis zur Stelle der Neurotomie aus, sie wird also offenbar auf dem Nervenwege fortgeleitet.

Auch bei den Fischen, im besonderen *Maurolicus*, kommt Mangold (385) zur Annahme der reflektorischen Erregbarkeit der Lichtproduktion durch mechanische und elektrische Reizung, und zwar wahrscheinlich von den Hautnerven aus, da auch hier das Leuchten sich von der Reizstelle aus auf entferntere Gebiete ausbreiten kann. Demgegenüber erscheint die Ansicht von Greene (235) nicht besonders empfehlenswert, der auf Grund des Mangels einer spezifischen Innervation der Leuchtorgane von *Porichthys* wie auf Grund seiner Versuche an diesem Tiere annimmt, daß die elektrische Reizung hier direkt auf die Drüsen der Leuchtorgane eingewirkt hätte. Nach Mangolds (385, 386) Erfahrungen, besonders an leuchtenden Schlangensternen, liegt darin, daß bei einer Reizstärke, die bereits heftige Kontraktion des Körpermuskelsystems hervorruft, noch kein Leuchten auftritt, während dies bei stärkerer Reizung erfolgt, kein Grund, auf eine direkte Beeinflussung der Drüsen zu schließen, zumal auch bei den Ophiuriden, wo sich die reflektorische Entstehung des Leuchtens sicher nachweisen ließ, oft auf Reize hin Armbewegungen ohne Lichtproduktion erfolgen. Es wäre von großem Interesse, zu erfahren, ob bei den Fischen das Leuchten durch Rückenmarksreizung hervorgerufen werden kann, worüber bisher nur eine vereinzelte und unzulängliche Beobachtung existiert (Johann, 288).

Eine die Lumineszenz erregende Wirkung der Elektrizität ist von zahlreichen Forschern beobachtet worden. Humboldt (279, s. 475, p. 280; 173, p. 473) erhielt bei Medusen beim Durchleiten des Voltaschen Stromes ein Aufleuchten im Augenblicke des Schließens der Kette. Bei *Noctiluca* konnte zwar Vignal keinen Einfluß von konstanten und Induktionsströmen bemerken, doch hatten die Versuche von Robin und Legros (s. 81, p. 1092) positive Ergebnisse, und besonders Quatrefages (491, p. 271) beobachtete Aufleuchten sowohl

als Wirkung der Entladungen der Leydener Flasche wie auch am Zinkpol der Voltaschen Säule. Auch bei marinen Leuchtbakterien wurde bei Anwendung starker Ströme besonders am negativen Pol vorübergehende Lichtproduktion beobachtet (TARCHANOFF, 576, p. 248), wie auch schon PFAFF (473, s. 475) leuchtfähiges Seewasser beim Durchleiten des Voltaschen Stromes aufleuchten sah. Bei *Pholas* wie auch bei *Pelagia* erhielt PANCERI (456) nur eine schwache lichterregende Wirkung der elektrischen Reizung. FALGER (195) stellte diesbezügliche Versuche mit *Acholoë astericola* an und erzielte beim Schließen und Oeffnen wie auch bei jedem Richtungswechsel des konstanten Stromes ein Aufblitzen. Induktionsströme riefen ein vibrierendes Leuchten hervor, das durch die Reizung 20—30 Minuten lang erhalten werden konnte und sich beim Nachlassen durch stärkeren Reiz wieder verstärken ließ. Auch abgelöste Elytren ließen sich fast ebenso lange durch Induktionsströme zum Leuchten bringen.

Ein besonderes Interesse besitzen auch hier wieder die Versuche an Leuchtkäfern. Während MACARTNEY (376) zu der Ansicht gelangte, daß Wärme und Elektrizität die Lichtentwicklung nur durch ihren Einfluß auf die vitalen Eigenschaften des Tieres erhöhten, beobachtete schon MACAIRE (374) auch an isolierten Organen eine Lichtproduktion als Folge elektrischer Reizung. Auch TODD (594, 595), JOSEPH (291), KÖLLIKER (312) und JOUSSET DE BELLESME (44), besonders aber HEINEMANN und DUBOIS erhielten wichtige Resultate. HEINEMANN (261) fand bei den isolierten Bauchleuchtorganen des *Pyrophorus noctilucus* in 19 mit Induktionsströmen angestellten Versuchen nur eine geringe Wirkung mit langer Latenz, wie sie schon von MACARTNEY (376, s. 475, p. 279) bei Medusen beobachtet und in geringerem Maße von HEINEMANN in seinen 44 Versuchen über die Wirkung des konstanten Stromes bemerkt wurde, den er mittels unpolarisierbarer Elektroden durchleitete. Die hierbei eintretenden Erregungsvorgänge stimmten bemerkenswerterweise in weitem Maße mit den vom Muskel und Nerven her bekannten überein. Die Erregung ging beim Schließen stets von der Kathode aus, um sich von hier auf der intra- wie extrapolaren Strecke auszubreiten. Dabei trat aber nur bei großer Stromdichte eine Anregung, bei geringer Stromdichte dagegen eine Hemmung der Lichtproduktion ein. Während der Dauer des Stromschlusses blieb das Leuchten bei geringer Dichte lokalisiert, bei großer Dichte aber verbreitete es sich; manchmal leuchtete auch nur ein intrapolarer Streifen, und manchmal zeigte sich auch eine Abschwächung des Phänomens an der Anode. Beim Oeffnen des Stromes erfolgte meist Abnahme des Leuchtens, doch wurden bei Verwendung von unpolarisierbaren Elektroden fast regelmäßig an der Kathode, gelegentlich auch an der Anode, Oeffnungsbewegungen beobachtet. HEINEMANNS Hypothese, daß die Erregungserscheinungen in der leuchtenden Schicht als die Folge elektrolytischer Zersetzungen in der nicht leuchtenden Schicht aufzufassen seien, wird noch der näheren Begründung bedürfen. Eine stärkere Wirkung von Induktionsströmen fand DUBOIS (s. 305, p. 176) bei den thorakalen Organen des *Pyrophorus*, die je nach der Stärke des Stromes eine verschiedene Dauer der Lichtentwicklung zeigten. Bei Strömen von mäßiger Stärke dauerte das Leuchten länger als in einem sehr kräftigen. Aus den Versuchen mit dem konstanten Strome schloß DUBOIS,

daß der aufsteigende Strom das Licht bei der Schließung, der absteigende dagegen bei der Oeffnung hervorrief.

Ueber die Wirkung elektrischer Reizung auf die Lichtproduktion der Lampyriden liegen noch Versuche von Steinach (567, p. 284) vor, dessen Voraussetzungen und Schlußfolgerungen jedoch nicht immer ganz gerechtfertigt erscheinen. Zunächst nimmt Steinach die immer noch umstrittene Hypothese als Tatsache an, daß die Parenchymzellen einen Stoff erzeugen, der sich gierig mit Sauerstoff verbindet und hierbei ein prächtiges Leuchtphänomen hervorruft. Ferner entbehrt seine Annahme, daß bei längerer und stärkerer Reizung des Leuchtorganes bezw. des Hinterleibes viel Leuchtstoff produziert wird, bei schwacher und kurzer Reizung hingegen wenig, die Auffassung also, daß die Reizung des Leuchtorganes direkt eine Produktion von Leuchtstoff bewirkt, noch der Begründung, da die bisher mit mechanischen und elektrischen Reizen ausgeführten Versuche bei den verschiedensten Tierarten eher darauf hindeuten, daß nur eine Steigerung des von der Lumineszenz begleiteten Zerfalles der leuchtfähigen Substanz dadurch hervorgerufen wird, zumal meist sehr schnell ein Aufhören des Leuchtens erfolgt, das doch jedenfalls durch Verbrauch und Erschöpfung der vorhandenen Leuchtsubstanz zu erklären ist. Eine Steigerung der Produktion des Leuchtstoffes durch Reizung, die sich etwa der Speichelsekretion auf Nervenreizung hin vergleichen ließe, ist aber bisher weder auf direkte noch reflektorische Reizung hin nachgewiesen worden, und ein isolierter spezifischer Leuchtdrüsennerv ist überhaupt noch niemals aufgefunden und der Reizung zugänglich gemacht worden. Freilich glaubt Steinach eine direkte Reizwirkung zu beobachten und jeglichen Nerveneinfluß bei diesen Versuchen ausschließen zu können, da die bei *Lampyris* auf rein nervösem Wege zu ermittelnden Summationswirkungen sich in anderer Weise abspielen als beim Leuchtorgan; doch fehlt hierfür wie für die Berufung auf eine gelegentliche Untersuchung an Noctiluken der experimentelle Ausweis.

Es erscheint hiernach fraglich, ob gerade die Wahl der *Lampyris*-Leuchtzellen als „Typus sekretorischer Zellen“ und zum Nachweise der Reizsummation eine glückliche war, und wie weit sich die gezogenen Schlußfolgerungen bewähren werden. Steinach stellte seine Versuche an den Hinterleibsorganen dekapitierter Weibchen von *L. splendidula* und *noctiluca* an. Dabei erhielt er bei Summation von Reizen, die nicht weit unter dem Schwellenwerte lagen, ein intensives Glühen des ganzen Organes, bei Reizung tief unter der Schwelle dagegen ein Aufleuchten eines kleinen Feldes oder eines einzelnen Punktes. Steinach bezeichnet das Summationsvermögen der *Lampyris*-Zellen als enorm. Die Summationsbreite, d. h. die Fähigkeit, innerhalb weiter Grenzen der unterschwelligen Intensität zu summieren, erwies sich selbst bei langen Intervallen (1,8 Sek.) noch als beträchtlich, und die Nachwirkung des unterschwelligen Reizes hielt 6 Sekunden lang an.

6. Chemische Bedingungen und Reize.

a) Wasser und Wasserentziehung.

Unter den physikalisch-chemischen Bedingungen der Lumineszenz der von Organismen produzierten Leuchtstoffe besitzen die Trocken-

heit und Feuchtigkeit besonders im Hinblick auf die Frage nach der Vitalität des Leuchtvorganges ein hohes theoretisches Interesse.

Bei der Austrocknung hört ausnahmslos das Leuchten auf. Das war schon SPALLANZANI (555, s. 173, p. 441) bekannt von seinen Versuchen an Medusen her, und es wurde seitdem immer wieder von zahlreichen Forschern an vielen Organismen bestätigt.

In sehr vielen Fällen ruft die erneute Befeuchtung wieder Lumineszenz hervor. Medusen, die 22 Stunden im Trocknen lagen und nicht mehr leuchteten, leuchteten sogleich wieder, wenn sie in Brunnenwasser gesetzt oder beregnet wurden, nicht aber im Seewasser (SPALLANZANI, l. c.). Von lebenden Pyrosomen ausgepreßte Leuchtsubstanz und 10 Tage lang getrocknete *Pholas* und *Phyllirrhoë* (PANCERI, 456) leuchteten bei Wiederanfeuchtung aufs neue, während *Beroë* nach dem Trocknen durch Süßwasser, allerdings auch durch starke chemische Reize, nicht wieder zur Lumineszenz zu bringen war (PANCERI, 456). Ebensowenig konnte MANGOLD (386) an getrockneten Armstücken von *Ophiopsila* durch Einlegen in Seewasser oder andere chemische Reize das Leuchten zurückrufen, und auch KUTSCHERAS (321) Versuche blieben mit Seewasser erfolglos. Ob in diesen Fällen Süßwasser noch zum Ziele geführt hätte, wie es nach den soeben angeführten Versuchsergebnissen von SPALLANZANI wohl möglich erscheint, muß dahingestellt bleiben.

Daß auch die Leuchtorgane der Lampyriden beim Vertrocknen ihre Lumineszenz einstellen, geht schon aus Versuchen von MACAIRE (374) hervor, der sie auch bei Befeuchtung mit Wasser wieder leuchten sah, wie es auch SHEPPARD (s. 307), OWSIANNIKOW (446), KÖLLIKER (312) und BONGARDT (57) bestätigen konnten. BONGARDT trocknete die herauspräparierten Organe im Vakuum über Chlorcalcium und fand, daß sie in diesem trockenen Zustande durch die verschiedensten Mittel nicht zum Leuchten zu bringen waren, wohl aber noch nach über ein Jahr lang währendem Aufbewahren durch Benetzung mit destilliertem Wasser. Sogar Eier, die, im Vakuum getrocknet, über ein Jahr lang in dem evakuierten Röhrchen gehalten wurden, zeigten sich noch leuchtfähig, zwar nicht auf bloßes Anfeuchten hin, wohl aber erschien eine intensive Lumineszenz, als das Röhrchen nach 10 Minuten langem Aufenthalt bei -21^{0} C in die hohle Hand genommen wurde.

Aehnliche Versuche hat DUBOIS (139, s. 57, p. 33; 305, p. 178) mit den Eiern und Leuchtorganen von *Pyrophorus* angestellt. Eier wie in einer Reibeschale pulverisierte Leuchtorgane wurden nach dem Trocknen durch Wasser wieder leuchtend. Selbst wenn die Leuchtorgane im Vakuum getrocknet und einen Monat lang aufbewahrt wurden, ließen sie sich in einer evakuierten Glasröhre beim Durchleiten ausgekochten Wassers, also ohne Zutritt größerer Sauerstoffmengen, wieder zum Leuchten bringen, und auch nachdem die trockenen Organe 10 Minuten lang einem Druck von 600 Atmosphären ausgesetzt waren, wurden sie wieder leuchtend, während die Käfer selbst unter diesen Bedingungen ihre Leuchtfähigkeit verlieren und zugrunde gehen.

Auch bei einem pflanzlichen Leuchtorganismus, *Agaricus olearius*, wurde die das Leuchtvermögen abschwächende Wirkung der Vertrocknung beobachtet (KRUKENBERG, 318, p. 111), und MOLISCH (410, p. 117) konnte den Beweis erbringen, daß zum Leuchten der Bakterien und höheren Pilze eine gewisse Menge Wasser not-

wendig ist. Die meisten Bakterienproben vertrugen das Austrocknen 2 Monate lang und konnten durch Wasser in wenigen Minuten zum Aufleuchten gebracht werden, nach 3—4 Monaten aber nicht mehr. Auch *Mycelium x* vertrug das Austrocknen mehrere Wochen, blieb entwicklungsfähig und leuchtete wieder bei Wasserzusatz.

In klassischer Weise geht Giesbrecht (221) in seiner Arbeit über das Leuchten der Copepoden, die wohl das Beste enthält, was bisher über die Lichtproduktion geschrieben wurde, der Bedeutung der Vertrocknung und des Wassers auf den Grund. Bei Tieren, die an der Luft getrocknet waren, ließ sich noch nach 3 Wochen durch Wasser Leuchten hervorrufen, und Giesbrecht nimmt an, daß das Leuchtsekret seine Leuchtfähigkeit unbegrenzte Zeit bewahrt, sofern man es vor Feuchtigkeit schützt. Bei den Copepoden veranlassen die Reize niemals unmittelbar das Leuchten, sondern nur die Entleerung der Leuchtdrüsen. Chemische Reize, wie Salzsäure, die im Gegensatz zum Ammoniak keine Sekretausstoßung bewirken, rufen auch keine Lumineszenz hervor, die indessen auch in der Salzsäure sofort erfolgt, wenn die Leuchtsubstanz durch Zerquetschen der Tiere befreit wird. Auch in einer Lösung von Glyzerin in etwa 5 Teilen Aq. dest., worin die Tiere nach etwa $^1/_4$ Stunde absterben, tritt bei mechanischer Entleerung des Sekretes Leuchten ein. Das ausgestoßene Sekret leuchtet stets nur an seiner Peripherie, im direkten Kontakt mit dem umgebenden Medium. Auch in ausgekochten Lösungen trat die gleiche Wirkung ein, so daß sich die Beteiligung freien Sauerstoffes hier bis zu einem gewissen Grade ausschließen ließ. In höher konzentrierten Glyzerinlösungen blieb aber das Leuchten aus und hatte auch in konzentrierter Kochsalzlösung nur eine geringe Intensität.

Giesbrecht schloß aus seinen Versuchen, daß bei den Copepoden die beiden einzigen Faktoren, durch deren Zusammenwirken das Leuchten entsteht, das Sekret der Leuchtdrüsen und das in dem umgebenden Medium enthaltene Wasser sind. Ob freilich das Leuchtsekret einen Stoff enthält, der das Wasser unter Lichtentwicklung zersetzt, oder ob es zwei Stoffe enthält, die erst durch den Kontakt mit Wasser fähig werden, aufeinander unter Leuchten zu reagieren, blieb auch nach diesen Versuchen eine ungelöste Frage.

Wie die Vertrocknung wirkt auch das Glyzerin schnell zerstörend auf die Leuchtfähigkeit, wie es schon aus Giesbrechts Untersuchung hervorgeht. Allerdings geht dabei meist eine sehr starke Erregung des Leuchtens voraus. Nach Heinemann (261) vernichtet Glyzerin sofort das Leuchten der *Pyrophorus*-Organe, Kutschera (321) beobachtete rasches Abtöten von *Acholoë* ohne Lichtentwicklung, Zacharias (647) sah die Ceratien bei Glyzerinzusatz als stark leuchtende Punkte hervortreten und lange noch in ruhigem Lichte nachleuchten.

Beiläufig mag hier erwähnt sein, daß Watasé (627) sich eine katalytische Wirkung des Wassers bei der das Leuchten bedingenden Oxydation vorstellt. Ferner ließe sich auch daran denken, daß es gewisse Lösungsvorgänge sind, die von den Lumineszenzerscheinungen begleitet werden und nur durch einen ausreichenden Wassergehalt ermöglicht werden.

Die Wirkung des Wassers auf die Lichtproduktion ist nun weiter in der osmotischen Veränderung zu sehen, die auf die im normalen Feuchtigkeitszustande befindliche Leuchtsubstanz einwirkt und

zunächst Leuchten hervorruft, um es schließlich zu vernichten. So erlöschen die Leuchtorgane von *Lampyris* unter Wasser nach PETERS (471) sehr bald, nach KÖLLIKER (312) in 1—3 Stunden, doch verstärkt nach HEINEMANN (261) selbst ausgekochtes Wasser das Leuchten der isolierten Organe des *Cucujo*, ebenso wirkt nach KRUKENBERG destilliertes Wasser auf das Leuchten des *Agaricus*. Besonders deutlich ist die osmotische Wirkung des Süßwassers oder Aq. dest. natürlich bei marinen Organismen, wie sie denn auch u. a. bei *Pyrosoma* (PANCERI, 456), bei *Noctiluca* (QUATREFAGES), bei Ctenophoren (MOORE, 416), bei *Pteroides* (KRUKENBERG, 318), bei Schlangensternen (MANGOLD, 386) und auch bei dem Tiefseefisch *Maurolicus* (MANGOLD, 385) beobachtet wurde. Auffallenderweise zeigte *Maurolicus* gegen starke chemische Reize eine völlige Indifferenz, und ebenso auch gegen den osmotischen Reiz hypertonischer Lösungen, z. B. von NaCl, wie es MANGOLD bei *Ophiopsila* zur Erzielung eines langandauernden Leuchtens besonders geeignet fand, während von vielen anderen Autoren meist Süßwasser hierzu angewendet wurde. Die Leuchtorgane von *Lampyris* werden in 12—20-proz. NaCl nach KÖLLIKER (312) stark gereizt und bald erschöpft, die Leuchtfähigkeit kann indessen durch Wasser wieder zurückgerufen werden. Bei *Pyrophorus* wird die Lumineszenz durch NaCl am stärksten bei 0,3—0,8 Proz. hervorgerufen.

b) Salze. Gifte. Alkalien. Säuren. Narkotika.

Es würde hier einen viel zu großen Raum in Anspruch nehmen, wollten wir alle die zahlreichen Versuche erwähnen, die über die chemische Wirkung der verschiedensten Substanzen auf die Biolumineszenz angestellt worden sind. Das theoretische Ergebnis dieser zahllosen Versuche, die zum großen Teil in einem ziemlich planlosen Herumprobieren mit möglichst vielen Stoffen bestanden, steht auch leider in keinem Verhältnis zu der aufgewendeten Arbeit, und unsere Kenntnis vom Wesen des Leuchtvorganges und der chemischen Natur der Leuchtsubstanz hat sich trotz aller Mühen nur wenig erweitert.

Schon MACAIRE (374) wies darauf hin, daß alle Eiweiß koagulierenden Körper, Alkohol, Sublimat, Kupfersalze auch das Leuchten vernichten, und MICHAELIS (402, s. 476, p. 231) betonte, daß die Gifte, die dem Leben allenthalben feindlich sind, ganz besonders schnell und kräftig die Reaktion hervorrufen und danach fast augenblicklich zerstörend wirken. Besonders der letzte Satz läßt sich aber doch nicht so verallgemeinern, um etwa den Schluß zu rechtfertigen, daß nur lebendiges Eiweiß leuchte, wie er ja auch schon durch die Versuche über den Einfluß der Vertrocknung widerlegt wird. Während Blausäuredämpfe nach HEINEMANN (261) bei *Pyrophorus* und KÖLLIKER (312) bei *Lampyris* das Leuchtvermögen völlig vernichten, sah BONGARDT (57) ♀ von *L. noctiluca* noch 5 Stunden nach der Vergiftung mit Blausäuredämpfen aufleuchten, und STECHE (562) sah bei einigen tropischen Lampyriden das bereits erloschene Leuchten in der CNK-Flasche für $^{3}/_{4}$ Stunde wiederkehren. 2-proz. Lösungen von CNK wirken nach HEINEMANN stark erregend auf die Lumineszenz.

KRUKENBERG (318, p. 85) teilt die von ihm untersuchten Substanzen nach ihrer Wirkung auf *Pteroides* in verschiedene Gruppen: 1) solche, die ein beständiges Leuchten hervorrufen, 2) solche, die

sehr vorübergehend als Reiz wirken, um alsbald das Leuchtvermögen zu zerstören, 3) solche, die das Leuchtvermögen ohne Reizwirkung aufheben, und 4) solche, die sich den Leuchtorganen gegenüber passiv (soll wohl indifferent bedeuten) verhalten. Auch in dieser Beziehung sind Verallgemeinerungen nur mit Vorsicht angängig, denn schon aus Krukenbergs Versuchen geht hervor, daß z. B. Atropin für *Pteroides* indifferent war, während es auf *Noctiluca* stark reizend und dann lähmend wirkte. Nach Mangolds (386) Untersuchungen an *Ophiopsila* wirkte Atropin im Gegensatz zu Muscarin und Pilocarpin niemals erregend auf den Leuchtvorgang, seine Wirkung schien vielmehr in der Hemmung des Verbrauches der Leuchtsubstanz zu bestehen, da die Leuchtfähigkeit auf mechanischen Reiz nach Atropinzusatz verhältnismäßig am stärksten und längsten erhalten blieb. Als völlig indifferent für jegliche Biolumineszenz kann von allen bisher geprüften Substanzen wohl kaum eine bezeichnet werden, da alle in irgendeiner Konzentration eine lichterregende oder lichtzerstörende Wirkung zeigten. Ebenso fraglich erscheint es, ob es wirkliche Stoffe gibt, die unter allen Umständen das Leuchtvermögen sofort vernichten, ohne vorher eine erregende Wirkung auszuüben. Schon aus Krukenbergs Tabelle (318, p. 135), wie auch aus zahlreichen Versuchen anderer Autoren geht hervor, daß die Stoffe, die eine solche Wirkung ausübten, bei anderen Leuchtorganismen oder in anderer Konzentration auch eine erregende Wirkung besaßen. Endlich vermögen auch diejenigen Substanzen, die ein langes beständiges Leuchten hervorrufen, meist in höheren Konzentrationen schnell zerstörend zu wirken. So bestehen, wie schon Krukenberg betont, alle Uebergänge zwischen den verschiedenen Wirkungen der chemischen Stoffe auf die Lumineszenz.

Genauere Untersuchungen über den Einfluß verschiedener Konzentrationen auf das Leuchtvermögen, aus denen sich etwas Näheres über die chemischen oder physikalisch-chemischen Bedingungen der Lichtproduktion ergäbe, stehen noch ganz aus, und auch die zahllosen vorhandenen Angaben lassen sich nur schwer vergleichen, da fast niemals mit bekannten Konzentrationen, vielmehr meistens nur mit dem Zusatz der zu prüfenden, bald in Aq. dest., bald in Süßwasser oder in Seewasser gelösten Substanzen zu den gewöhnlich in einer unbekannten Menge Seewassers befindlichen Leuchtorganismen, oder mit dem Zusatz von Lösungen unbekannter Konzentration zu Leuchtorganen gearbeitet wurde. Es muß als bedauerlich bezeichnet werden, daß die Physiologie der Lichtproduktion noch so wenig von der chemischen Richtung unserer Wissenschaft hat profitieren dürfen, so daß auch die Kenntnis von der chemischen Struktur der Leuchtsubstanzen noch völlig im argen liegt.

Die Lösungen der neutralen Alkalisalze bewirken, wenn sie nicht zu konzentriert sind, ein lange anhaltendes Leuchten (s. 475, p. 289; 476, p. 229), durch starke Mineralsäuren und Alkalien wird es nach der Erregung meist bald zerstört (Le Roy, 343; Macaire, 374; Pflüger, 475, p. 288; 476, p. 229; Kölliker, 312; Owsiannikow, 446; Heinemann, 261; Zacharias, 647, u. a.), ebenso vernichten es die Salze der schweren Metalle nach vorhergehender starker Lichterregung (Pflüger, 476, p. 230; 475, p. 288; Zacharias, 647), Chromsäure und Borsäure wirken erregend (Heinemann, 261). Osmiumsäure hat nach Zacharias bei *Ceratium* ein schwaches kurzes Auf-

leuchten, nach Owsiannikow (446) bei *Lampyris* ein lange anhaltendes Leuchten zur Folge, während Heinemann (261) bei *Pyrophorus* keine erregende Wirkung beobachten konnte. Dieser fand übrigens auch, daß das geschwundene Leuchtvermögen in vielen Fällen durch Auswaschen der Organe wiederhergestellt werden kann. In Petroleum leuchten die *Pyrophorus*-Organe noch stundenlang.

Alkohol wirkt anfangs erregend auf die Lumineszenz, vernichtet aber dann schnell die Leuchtfähigkeit (Macaire, 374; Sheppard, Pflüger, 476; Krukenberg, 318; Heinemann, 261; Panceri, 456; Giesbrecht, 221; Quatrefages u. a.), ähnlich die Narkotika Aether, Chloroform (Macaire, 374; Panceri, 456; Krukenberg, 318; Kölliker, 312; Tarchanoff, 576; Lindemann, 352; Pflüger, 476; Verworn, 615 — während Jousset de Bellesme (44) bei *Lampyris* während der Aethernarkose durch elektrische Reizung kein Leuchten hervorrufen konnte, leuchtete *Luciola* in Verworns Versuchen doch noch auf Reiz während der Chloroformnarkose —) und Chloralhydrat (Mangold, 385); ferner auch Nikotin und Veratrin (Krukenberg, 318), Karbolsäure, Chinin (Pflüger, 476; Krukenberg, 318). Auch Strychnin wirkt ebenso auf *Pteroides* (Krukenberg, 318), während es sich bei *Lampyris* lange lichterregend (Owsiannikow, s. Wielowiejsky, 638) und bei *Agaricus* (Krukenberg) wie auch bei Bakterien (Tarchanoff) indifferent verhielt.

Noch zahlreiche andere Stoffe wurden in ihrer Wirkung auf die Biolumineszenz untersucht. Spallanzani verwendete noch Milch und Urin, Krukenberg prüfte noch Coniin, Coffein, Morphin, Kaliumcholat, Curare, Heinemann Kalium hypermanganicum, Moore (416) Formol, Zacharias Kreosot, Phenolphthalein, Jodtinktur, Formalin, Urannitrat, Pikrinsäure, und Tarchanoff (576) zog noch Froschgalle, Blut, Lymphe, Speichel, Pankreassaft, Magen- und Darmsaft, ja sogar Spermin Poehl in den Kreis seiner Versuche an Leuchtbakterien; über die chemische Beeinflussung der bakteriellen Lumineszenz finden sich weitere Angaben bei Lehmann (338, 339), wie auch bei Molisch (410, 412), dessen Forschungen über die Bedeutung der Mineralsalze und Nährstoffe für das Bakterienleuchten schon oben ausführlich behandelt wurden. Als bestes Mittel, um zwecks genauerer Beobachtung ein lang andauerndes Leuchten hervorzurufen, verwendete Owsiannikow (446) bei Lampyriden Osmiumsäure, Mangold bei Schlangensternen starke NaCl-Lösung, während Giesbrecht bei vielen Copepoden NH_3 in nicht zu starker Lösung besonders geeignet fand, wodurch indessen bei *Heterochaeta* als Ausnahme das Leuchten augenblicklich verschwand.

c) Sauerstoff.

Eine besonders eingehende experimentelle und theoretische Berücksichtigung hat von seiten der Erforscher der Biolumineszenz stets die Frage nach der Beziehung des Sauerstoffes zur Lichtproduktion erfahren, und stets fand die Hypothese, daß das Leuchten auf einer Oxydation beruhe und von der Atmung abhängig sei, aufs neue gewichtige Vertreter.

Wir wollen dem vorliegenden Beobachtungsmaterial gemäß zunächst den Einfluß des Sauerstoffes auf das Leuchten der Bakterien und höheren Pilze besprechen, um dann auf die

an Leuchtkäfern und anderen Leuchttieren gewonnenen Ergebnisse einzugehen.

Daß tote Fische (Bakterien) und faules Holz (Mycelien) nur an der Luft und nicht ohne Luft zu leuchten vermögen, wurde zuerst von Boyle (64) ausgesprochen. Nach Heinrich (263), Dessaignes (122), Gaertner (210) und Boeckmann (52) leuchtet Holz dagegen an der Luft nicht stärker, wohl aber nach den Versuchen der beiden letztgenannten Autoren längere Zeit. Es folgen nun die eingehenden Untersuchungen von Spallanzani (556, s. 173, p. 443), Hulme (278), Humboldt (282), wonach das Leuchten des Holzes in Stickgas, Wasserstoff und Phosphorwasserstoffgas nur einige Stunden anhält, um jedoch bei Luftzutritt wieder zu beginnen, und in gasförmiger Kohlensäure, Schwefelwasserstoff, Chlor, Ammoniak, Salzsäure schon nach einigen Minuten aufhört. In ungekochtem Wasser und Oel verschwindet es nach 6—24 Stunden, schneller in Alkohol, Aether, Säuren und Salzlösungen. An der Luft soll es, wie auch nach Bischof (50) bei den Rhizomorphen, O verzehren und CO_2 erzeugen, und nach Heinrich (263) und Gmelin (225) auf einer Verbrennung beruhen (s. Tiedemann, 586, p. 486). Auch Scherer und Osiander (524) hatten eine Beziehung des Leuchtens zur atmosphärischen Luft, und Gaertner (210) zur Atmung angenommen. Die die Lumineszenz erregende Wirkung des Sauerstoffes auf die Bakterien hat Pflüger (476, p. 227) zuerst daraus erschlossen, daß beim Durchleiten eines elektrischen Stromes nur bei Verwendung polarisierbarer Elektroden Leuchten auftrat, was er auf die hier stattfindende Begünstigung der Sauerstoffdiffusion zurückführt. Auch fand er, daß eine einzige aufsteigende Luftblase genügte, um in einem Reagenzglase voll dunklem Leuchtwasser die ganze Masse zum Aufleuchten zu bringen, wobei allerdings der dadurch bedingte mechanische Reiz, wie ihn noch Heller (264) als die Hauptsache ansah (s. 410. p. 103), im Gegensatz zu dem Versuche von Beijerinck nicht genügend berücksichtigt erscheint. Beijerinck (38) gelang nämlich der feine Nachweis, daß eine im Reagenzglase mit einem chlorophyllhaltigen Blätterfiltrat gemischte Bouillonkultur von Photobakterien, die im Dunkeln durch Sauerstoffverbrauch dunkel geworden ist, wieder aufleuchtet, wenn sie für eine Minute dem Sonnenlichte oder selbst nur dem schnell vergehenden Lichte eines einzigen Streichhölzchens ausgesetzt wird. Auf Grund dieses Versuches benutzte Beijerinck (43) dann die Leuchtbakterien als empfindliches Reagens auf kleinste, durch Chlorophyll gebildete Sauerstoffmengen, wie wir oben bereits erwähnten.

Daß freier Sauerstoff eine notwendige Bedingung für das Leuchten der Bakterien bildet, wurde u. a. auch durch die Versuche von Weleminsky (631) an seinen leuchtenden Cholerakulturen bestätigt, die nur an der Luft an ihrer Oberfläche leuchteten, beim Durchleiten von H oder CO_2 oder bei Absorption des Sauerstoffes durch Pyrogallol aber erloschen, um bei Luftzutritt rapide wieder aufzuleuchten. Nach Weleminsky wird die Sauerstoffaufnahme durch lebhafte Bewegungen der Bakterien begünstigt. Aus den Versuchen mit Zusatz von Traubenzucker schließt er, daß die Leuchtfähigkeit durch die reduzierende Wirkung vernichtet werde, während Beijerinck (s. 410, 412, p. 631) das gleiche Verhalten seiner Photobakterien darauf zurückführt, daß sie aus den Zuckerarten Säuren bilden, die sie selbst schlecht vertragen.

Wie aus den hier wiedergegebenen Versuchen hervorgeht, ist freier Sauerstoff bei den Bakterien eine notwendige Bedingung für die Lichtproduktion. Pfeffer (474, p. 858) hält jedoch auch ein Leuchten ohne freien Sauerstoff nicht für ausgeschlossen, so wie es gewisse fakultativ anaerobe Organismen gibt, deren Cilien auch im sauerstofffreien Medium lokomotorisch tätig sind. Daß aber zwischen Lichtproduktion und Atmung keine direkte Beziehung besteht, daß man also nicht mit Sachs (s. 410, p. 105) von Phosphoreszenz durch Atmung sprechen dürfe, darüber sind sich Autoritäten, wie Pfeffer (474, p. 858) und Molisch (410, p. 105), einig, die beide darauf hinweisen, daß die Atmung mit der Ueberschreitung der supraoptimalen Temperatur noch dauernd zunimmt, während die Lumineszenz jenseits des Optimums abnimmt und endlich aufhört. Ferner kommt auch den leuchtenden Pilzen und Bakterien keine besonders hervorragende Atmungsintensität zu, was andererseits wieder nicht ausschließt, daß ein Organ in demjenigen Stadium am lebhaftesten atmet, in dem es leuchtet (474, p. 859), wie es aus den Versuchen von Fabre mit *Agaricus olearius* hervorzugehen schien (192, 193 s. 410), der bei leuchtenden Pilzstücken eine größere CO_2-Bildung gefunden hat als bei nicht leuchtenden. Von Molisch (410, p. 106) ist bereits mit Nachdruck darauf hingewiesen worden, daß diese Versuche für einen Zusammenhang von Leuchten und Atmung einstweilen gar nichts beweisen, und daß nach Beijerinck und auch Mc Kenney (384) bei Photobakterien unter verschiedenen Bedingungen auch Wachstum und Atmung ohne Lichtproduktion vorkommt.

Auch im Tierreiche ist für keinen einzigen Fall ein direkter Zusammenhang der Lichtproduktion mit der Atmung nachgewiesen, wenn ein solcher auch besonders für die Leuchtkäfer mehrfach behauptet wurde (Forster, 200; Leydig, 348). Die Frage nach der Bedeutung des Sauerstoffes für die Lumineszenz ist hier aber noch nicht wie für die Bakterien zu einem endgültigen und völlig klaren Abschluß gekommen, zumal noch die letzten Arbeiten über Leuchtkäfer zu scheinbar entgegengesetzten Ergebnissen geführt haben. Die Methodik spielt hier ja eine besonders große Rolle, zumal es für einwandfreie Versuche erforderlich ist, so geringe Mengen freien Sauerstoffes auszuschließen, wie sie nach Beijerincks Versuchen an Bakterien nur noch biologisch, nicht aber mehr chemisch nachzuweisen sind. Da wohl die wenigsten der vorliegenden, besonders der älteren, Untersuchungen diesen Anforderungen genügen, so können die widersprechenden Resultate nicht verwundern. Die Versuche bestanden zumeist darin, daß das Verhalten der Leuchtkäfer oder ihrer isolierten Organe an der atmosphärischen Luft wie im Vakuum und bei Durchleitung anderer Gase durch das sie enthaltende Gefäß beobachtet wurde. Nachdem Forster (200 s. 173, p. 434) zuerst angegeben, daß 1 *Lampyris splendidula* in O ebenso stark leuchtet wie 4 in gewöhnlicher Luft, fand Spallanzani (556, s. 173, p. 444), daß Lampyriden in N, H und CO_2 erlöschen, um bei Luftzutritt wieder zu erglühen und in O noch lebhafter zu leuchten. Da sich dies mit dem abgeschnittenen Hinterleibe ebenso verhielt, so zog Spallanzani auch bereits den richtigen Schluß, daß nicht die Atmung des O hierbei das Wesentliche sei. Nach Hermbstädt (272) sollte reiner O gar keine Verstärkung, doch ein längeres Anhalten des Leuchtens bei Lampyriden bewirken, und nach Davy (115) leuchten sie auch in

H nicht schwächer. Nach Grotthuss (237, s. 173, p. 482) erlosch das Licht von *L. italica* in N, kehrte dann aber in den Dämpfen rauchender Salpetersäure blendend wieder. Während dann Macartney (376) bei *Lampyris* das hellste Leuchten ohne O und überhaupt keine Verstärkung desselben im O oder Abschwächung in H gesehen haben will, gelingt nach Macaire (374) stets der Versuch, das Leuchten durch Auspumpen der Luft allmählich verschwinden und durch Luftzutritt, noch lebhafter in O, wieder auftreten zu lassen; allerdings erlosch es im reinen O dann wieder, wie es sehr bald auch in H und CO_2 und ebenso unter Oel oder Wasser geschah. Im Vakuum ließ sich auch durch einen galvanischen Strom kein Leuchten hervorrufen. Nach den Versuchen von Kölliker (312, p. 221) schien O wieder kein Erreger der Lumineszenz zu sein, da nicht leuchtende Abdomina und ganze Tiere darin oft erst nach Stunden, dann allerdings lange und schön, zum Leuchten kamen; Owsiannikow (446) beobachtete aber wieder das Erlöschen im Vakuum und in CO_2, wie auch Jousset de Bellesme (44) das Nichtleuchten der Leuchtorgane und Eier in CO_2, H, N, SH_2 und das intensive Leuchten in O feststellen konnte.

Bei Elateriden hatte Humboldt (280, T. 3) bereits das Aufhören des Leuchtens in vulkanischen Gasen und das Wiederkehren unter dem Einfluß von O beobachtet, Dubois (139, s. 305, p. 180) sah keine wesentliche Veränderung der Lichtproduktion bei subnormalem, normalem oder stark erhöhtem Sauerstoffdruck gegenüber der atmosphärischen Luft, auch rief der komprimierte O in erloschenen Organen kein Leuchten mehr hervor, während dies durch mechanischen oder elektrischen Reiz erfolgte. Demgegenüber kam Heinemann (261), der das Aufhören des Leuchtens unter Oel und das Wiederaufleuchten zerquetschter Leuchtorgane nach Luftzutritt beobachtete, wieder zu dem Ergebnis, daß Sauerstoff und Feuchtigkeit auch hier Bedingungen für die Lichtproduktion seien.

Ein negatives Ergebnis schienen bei Lampyriden nun wieder Bongardts (57, p. 36) eingehende Versuche zu haben. Zunächst konnte auch er bei frischen wie auch bei getrockneten und dann wieder befeuchteten, herauspräparierten Organen von *Lampyris noctiluca* ♀ das Erlöschen im Vakuum und Wiederaufleuchten bei Luftzutritt feststellen. Die weiteren Versuche mit Durchleitung verschiedener Gase durch Glasröhren, die die Objekte enthielten, führten dann zu dem überraschenden Ergebnis, daß nicht die verschiedenen Gasarten, sondern das Bestehen oder Verschwinden der Gasströme das Leuchten oder Nichtleuchten der Organe bedingen. Und in der Tat schien sich folgendes Experiment kaum anders als durch die Annahme einer Hemmung des Leuchtens durch einen Luftstrom deuten zu lassen: Durch ein Röhrchen, in dem sich 3 Käfer befanden, wurde ein Luftstrom geleitet. Kein Tier leuchtete. Darauf wurden die Quetschhähne geschlossen. Nach 2 Minuten leuchteten sämtliche Käfer. Als nach 10 Minuten der Luftstrom wiederhergestellt wurde, war 4 Minuten später alles Leuchten erloschen. Doch als der Strom wieder unterbrochen wurde, begannen alle 3 Käfer nach 6 Minuten zu leuchten. Auch mit den Larven von *L. noctiluca* kam Bongardt bei öfterer Wiederholung des Versuches stets zum gleichen Ergebnis.

Zur Beurteilung dieser und der folgenden Versuche von Bongardt sind nun von außerordentlicher Bedeutung die Untersuchungen, die kürzlich V. Knoche bei Biedermann ausführte. Knoche brachte

einen kleinen Glaszylinder mittels Röhren, die in die beiden Endflächen eingeschmolzen wurden, einerseits mit dem gasentwickelnden Apparat, andererseits mit der Außenluft in Verbindung; eine seitliche Oeffnung konnte durch einen von Platinelektroden durchbohrten und auf seiner Innenfläche mit einem Elfenbeintischchen zum Aufbinden der Tiere versehenen Gummistöpsel verschlossen werden. Bei dieser Versuchsanordnung starben die Larven von *L. splendidula* bei Zuleitung von CO_2 oder Leuchtgas in 10—20 Minuten ab, indem sie schwarz wurden und auch bei übergeschobenen Rollen des Induktoriums nicht mehr reagierten. Auch die Organe der Larven von *L. noctiluca* dunkelten bald in CO_2 und H und waren auch durch die stärksten Ströme nicht zum Leuchten zu bringen, obgleich die Wirksamkeit der Reize durch die erfolgenden Bewegungen ersichtlich wurde; bei Luftzutritt stellte sich das Leuchten aber auch ohne Reizung in kurzer Zeit wieder ein. Eine hemmende Wirkung strömender Gase auf die Lichtproduktion konnte KNOCHE bei den Larven nicht bestätigen, da sie im Gegenteil immer stärker leuchteten, je stärker er Luft hineinblies. Nach Durchleiten von H und darauf folgendem Absperren des Zylinders ließ sich ferner für einige Stunden kein Leuchten mittels der elektrischen Reizung erzielen, wohl aber nach Verlauf einer ganzen Nacht. Nach erneuter H-Durchleitung blieb die Wirkung dann wieder aus. Die einzig mögliche Erklärung dieser Erscheinung sieht KNOCHE in einer im Lauf der Stunden allmählich erfolgten Diffusion von Luft in den Zylinder hinein, und wenn wir dies im Auge behalten, werden wir auch bei BONGARDTS Versuchen zu einer von der des Autors abweichenden Deutung gelangen.

BONGARDTS Versuche mit ♀ von *Lampyris noctiluca* ergaben nun, daß beim Durchleiten von CO das Leuchten nach einigen Minuten auftrat, nach 10 Minuten aber verschwand, um jedoch in einigen Fällen nach der Unterbrechung des Gasstromes in 7, 15 oder 9 Minuten wieder aufzutreten; einmal leuchteten die Käfer wie auch die mittlerweile abgelegten Eier in der mit CO gefüllten Röhre noch am 5. Morgen, waren auch zum Teil noch ganz lebensfähig.

Beim Durchleiten von H verschwand das Leuchten nach 50 Minuten, kam aber, als 4 Stunden später der Strom unterbrochen war, bereits nach 8 Minuten wieder, in anderen Fällen nach 12 und 14 Minuten.

Ebenso begann das Leuchten auch nach Abstellen der CO_2- oder NO-Durchleitung bereits wieder nach 9, 14, 13, 8, 11 bezw. nach 4, 6, 7, 10 Minuten; und auch nach der Unterbrechung der Sauerstoffdurchströmung, während deren die Lichtintensität allmählich abnahm, erfolgte wieder stundenlang intensives Leuchten.

Wenn wir diese Versuche mit denen von KNOCHE in Uebereinstimmung bringen wollen, so bleibt keine andere Erklärung übrig, als daß BONGARDTS Versuchsröhren nicht genügend luftdicht verschlossen waren. Dieser Schwierigkeit war sich BONGARDT allerdings bewußt, denn er hebt selbst hervor, daß bei seiner Anordnung, bei der der luftdichte Abschluß nur durch Einreiben der Verbindungsrohre mit Wollfett und sorgfältige Unterbindung sämtlicher Kautschukverbindungen erreicht wurde, das Verdrängen der atmosphärischen Luft bis auf die kleinsten Sauerstoffreste wohl nicht gelingen konnte, und er schließt auch demgemäß noch nicht mit Sicherheit, daß das Leuchten ohne O-Verbrauch erfolgt (57, p. 40).

Aus den in der vorangehenden Darstellung wiedergegebenen Versuchen geht mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß auch bei den Lampyriden der Sauerstoff eine notwendige Bedingung für die Lichtproduktion bildet. Daß er nicht die einzige Bedingung ist, geht daraus hervor, daß auch eine gewisse Feuchtigkeit der Organe erforderlich ist, und daß ferner unter manchen Bedingungen die Lichtproduktion aufgehoben oder auf ein Minimum beschränkt sein kann. Weitere Versuche mit einwandfreier Methodik und besonderer Berücksichtigung isolierter Organe scheinen auch hier noch dringend erwünscht.

Die Angaben über den Einfluß des Sauerstoffes auf das Leuchten anderer Tiere sind nur sehr spärlich und wenig verwertbar. Bei *Noctiluca* wirken nach Quatrefages (491, p. 268) H, CO_2 und O ebenso wie atmosphärische Luft, und wenn die Tiere im Vakuum zugrunde gegangen waren, brachte auch O das Leuchten nicht wieder. Die Unabhängigkeit desselben von der Berührung mit O sollte auch daraus hervorgehen, daß in 1 dm hohen Schichten die untersten Noctiluken ebenso leuchteten wie die obersten. Daß diese Versuche, wie auch die von Pring, wonach O nur etwas verstärkend, H und N wie Luft, H_2S sofort tötend wirkte, und in CO_2 ein lange andauerndes Leuchten auftrat, das nach dem Verschwinden durch Luft nicht wieder hervorzurufen war, nicht exakt genug seien, hat bereits Bütschli (81) hervorgehoben. Nach Panceri (456) zeigte sich bei *Pelagia* in CO_2 und O kein Unterschied im Leuchten, wie auch der *Pholas*-Schleim in CO_2 weiter leuchtete, während eine lebende *Pholas* darin nach 1 Stunde aufhörte, bei Luftzutritt aber wieder aufleuchtete. Dubois (150) gibt auch von der leuchtenden Flüssigkeit der Bohrmuschel ein Erlöschen im Vakuum und CO_2 und die Wiederkehr des Lichtes bei Luftzutritt an. Das gleiche Ergebnis hatten auch Versuche von Falger (195) mit *Acholoë astericola*, die in abgekochtem und mit einer Oelschicht bedecktem Wasser, durch das $1^1/_2$ Stunden lang CO_2 hindurchgeleitet war, auf elektrische Reizung nicht mit Leuchten reagierte, während dies dann nach Zurückbringen in frisches Seewasser sofort erfolgte.

V. Theorie der Lichtproduktion.

Angesichts der gewaltigen Fülle von Tatsachen, die wir im vorhergehenden zusammenzutragen und zu ordnen versuchten, sollten wir erwarten, wenigstens in den Hauptfragen, die die Lichtproduktion der Organismen betreffen, zu befriedigenden Vorstellungen gelangen zu können. Doch auch hier gilt, daß wir, je mehr wir wissen, sehen, daß wir nichts wissen, und der größte Vorzug der zahllosen über die Lichtproduktion gewonnenen Ergebnisse ist vielleicht der, daß sie uns durch ihre prinzipielle Mannigfaltigkeit und die Schwierigkeit einer einheitlichen theoretischen Deutung davor bewahren, eine zu einseitige und schematische Auffassung anzunehmen.

Noch mehr als die Produktion anderer Energieformen durch Organismen ruft besonders die jener Strahlen, die wir ihrer eigentümlichen sinnesphysiologischen Wirkung entsprechend als Licht bezeichnen, unsere rein menschliche und wissenschaftliche Neugier hervor, zumal diese noch durch die Gemüt und Phantasie erregende geheimnisvolle Entstehung und Bedeutung dieser seltensten von Or-

ganismen erzeugten Energieform gehoben wird, die wir im Licht der Sonne als Schöpferin alles Lebens verehren. Und doch ist die Biolumineszenz an sich kein größeres Lebenswunder als die Bildung von Wärme, mechanischer oder elektrischer Energie durch Organismen.

Bereits in dem dem Meerleuchten gewidmeten Abschnitte haben wir eine ganze Anzahl verschiedener Vorstellungen kennen gelernt, die sich die älteren Autoren zur Erklärung der Ursachen des Leuchtphänomens gebildet hatten. Eine besondere Rolle für die Theorie der Biolumineszenz hat stets das Leuchten des Phosphors gespielt (TREVIRANUS, SCHNETZLER, 535), nach dessen Analogie die Erscheinung ja auch bis vor kurzem gewöhnlich benannt wurde. TILESIUS (592, p. 164) vermutet sogar noch, daß die leuchtenden Crustaceen Phosphorwasserstoffgas ausatmeten, der bei der Berührung mit Luft leuchtete. Auch die verschiedenen bei anorganischen und organischen Körpern beobachteten Phosphoreszenzerscheinungen wurden auf ihre Brauchbarkeit zur Erklärung der Biolumineszenz geprüft und führten zu zahlreichen, zum Teil noch jetzt geltenden Hypothesen. Eine mechanisch bedingte Phosphoreszenz entsteht bekanntlich (MUNK, 425) beim Aneinanderreiben von Kieselsteinen, wie beim Zerstoßen von Kreide oder dem Spalten von Glimmer und beim Schlagen oder Stoßen gewisser Körper, die, wie Diamant oder Flußspat, auch nach Erwärmen oder Insolation leuchtend werden. Die Insolation als Ursache der Phosphoreszenz, wie sie besonders von den Sulfiden der Erdmetalle bekannt ist, die als künstliche Leuchtsteine (34, s. MUNK, 425) oder BALMAINsche Leuchtfarbe Verwendung finden, hat ja, wie wir oben schon hervorhoben, auch für die Theorie des Meerleuchtens ihre Bedeutung gehabt.

Auch eine Kristallolumineszenz, wie sie bei Arsenigsäureanhydrid, Natrium- und Kaliumsulfat (425, p. 48) beobachtet wird, ist mehrfach als Ursache der organischen Lichtproduktion in Betracht gezogen worden, und DUBOIS (165) glaubte, eine neue Theorie aufstellen zu können auf Grund vermeintlicher Kristalle, deren Befund in den von ihm untersuchten tierischen Leuchtorganen er jedoch bald darauf widerrufen mußte (166), wie auch GIESBRECHT (221) die Beteiligung einer Kristallisation an dem Leuchten des von Copepoden ausgestoßenen Sekretes nicht nachzuweisen vermochte.

Von größerer Tragweite waren die Beobachtungen an organischen Körpern. Nach HEINRICHS (263) Versuchen leuchten Samenkörner, Stärke, Gummi, Federn, Horn, Knochen, Sehnen, Muskeln und Leim nach Insolation (TIEDEMANN, 586). Bei Einwirkung der Wärme zeigen nach PELLETIER (464) und CALLAUD (84) Wachs, fette Oele, Zucker, schwefelsaures Cinchonin und Chinin eine Lichtentwicklung, und BONASTRE (56) fand Zucker, Harze und Gummiarten durch Reiben leuchtend werden. Die Lösung des Problems der Biolumineszenz schien aber erst gefunden, als RADZISZEWSKI (494, 495, 496) entdeckte, daß Lophin und zahlreiche andere organische Substanzen auch bei niederer Temperatur im Dunkeln zu leuchten vermögen, wenn sie sich bei alkalischer Reaktion mit aktivem Sauerstoff verbinden. Zu diesen Stoffen gehörten auch viele, die an dem chemischem Aufbau der pflanzlichen und tierischen Körper beteiligt sind, wie Oelsäure, Elaidinsäure, Ricinusölsäure, auch deren Seifen und Glyzerinester, ferner Cholestearin, Lecithin, Protagon, Cetylalkohol, Wachs, ätherische Oele, Gallensäuren, Traubenzucker. Damit war die Möglichkeit, die Licht-

produktion der Organismen auf einen rein chemischen Vorgang zurückzuführen und als eine die langsame Verbrennung jener oder ähnlicher Stoffe begleitende Chemilumineszenz zu erklären, näher experimentell begründet, und die im vorigen Abschnitte bereits ausführlich besprochene Oxydationshypothese, die sich von Anfang an immer wieder zu behaupten gewußt hatte, fand eine neue Stütze, wie auch die ebenso alte, schon von Carradori (86) ausgesprochene Anschauung, daß das Leuchten auf einer Umsetzung chemischer Energie beruhe (s. 173, p. 449). Ob nun wirklich unter den von Radziszewski untersuchten Substanzen eine oder mehrere dem Lichtstoff entsprechen, dei von den älteren Autoren angenommen wurde (s. 173, p. 456), ist eine noch vollkommen ungelöste Frage, da es bisher noch nicht gelungen ist, eine chemisch bestimmte photogene Substanz aus leuchtenden Organismen zu isolieren (Molisch, 410). Von jeher hat man einen derartigen hypothetischen Leuchtstoff, ein Photogen, wie es Molisch (410, p. 109) nennt, gesucht, ohne der genaueren Bestimmung eines solchen um einen Schritt näher zu kommen. Auch die mehrfach erfundenen besonderen Bezeichnungen entsprechen keinen chemischen Individuen. Dubois' Luciferin, das durch ein Ferment Luciferase zum Leuchten gebracht werden sollte, wurde bereits oben bei der Lichtproduktion der Bohrmuschel erwähnt. Auch Phipsons (478, 479) Noctilucin stellt keine isolierte Leuchtsubstanz dar, vielmehr den ganzen die Leuchtbakterien enthaltenden Schleim von der Oberfläche leuchtenden Fleisches. Ebensowenig ist natürlich auch der von Dubois (138, 157) im Blute von *Pyrophorus* gefundenen Flüssigkeit Pyrophorin irgendwelche Bedeutung zuzuschreiben.

Bis in die neueste Literatur hat sich ohne jegliche exakte Begründung — wenn man nicht nach Radziszewskis Ergebnissen Analogieschlüsse ziehen will — die schon von Bartholin geäußerte (26, s. 173, p. 561) und besonders von Panceri in zahlreichen Arbeiten wiederholte Behauptung erhalten, daß Fetttröpfchen oder fettartige Substanzen den durch Oxydationsvorgänge zum Leuchten gebrachten Leuchtstoff in den leuchtenden Zellen und Sekreten bildeten. (Brandt, Plate, Schurig, Steuer u. a.)

Es ist also bisher noch kein auch nur einigermaßen chemisch charakterisierbarer leuchtfähiger Stoff aus der Zellsubstanz von Leuchtorganen oder Leuchtsekreten isoliert worden. Allerdings hat sich auch noch niemand dieser Aufgabe mit exakten chemischen Methoden und an einem größeren und geeigneten Material unterzogen, und so bildet eigentlich nur die oben erwähnte chemische Untersuchung von Heinemann über die Leuchtorgane des *Cucujo* einen ganz bescheidenen Anfang auf dem Wege zur Erforschung der chemischen Eigenart des hypothetischen Leuchtstoffes. Dafür, daß ein solches Photogen anzunehmen sei, tritt besonders Molisch (410, p. 114) nachdrücklich ein im Gegensatz zu der von Beijerinck geäußerten Auffassung, daß nicht eine bestimmte leuchtende chemische Verbindung gebildet wird, daß die Lichtentwicklung vielmehr auf einer physiologischen vitalen Funktion wie die Fermentfunktion, oder die Kontraktilität und Irritabilität beruhe. Daß Beijerincks Annahme, wonach die Umbildung von Pepton zu organisierter lebender Substanz von Lichtentwicklung begleitet wird, vorerst jeglicher Begründung entbehrt, hat bereits Molisch (410, p. 114) hervorgehoben.

Erfahrungen wie diejenigen von Weleminsky an Choleravibrionen,

nach denen lebende Organismen, die gewöhnlich nicht leuchten, unter gewissen Bedingungen zum Leuchten gebracht werden können, legen den Gedanken nahe, daß die Lichtproduktion eine allgemein physiologische Eigenschaft des Protoplasma sei, doch bleibt es auch für solche Fälle wahrscheinlicher, daß im Stoffwechsel der lebendigen Zelle Substanzen gebildet werden, die sich unter Lumineszenzerscheinungen chemisch zu verändern imstande sind. Nicht die Lumineszenz, sondern nur die Produktion leuchtfähiger Stoffe kann nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse von der Lichtproduktion als ein vitaler Vorgang, als eine Funktion der lebenden Substanz angesehen werden. In diesem Sinne kann die Frage nach der Vitalität der Lichtproduktion als gelöst betrachtet werden. Noch PFLÜGER (475, p. 296) bringt das Leuchten in engsten Zusammenhang mit den Lebenserscheinungen, insbesondere mit der Atmung der Organismen, und sieht darin keinen seltsamen Ausnahmefall, sondern nur die spezielle Aeußerung des allgemeinen Gesetzes, daß alle Zellen fortwährend im Brande stehen, wenn wir das Licht auch nicht mit unseren leiblichen Augen sehen. Aehnlich hatte schon PALLAS und NEES VAN ESENBECK das Leuchten als unmittelbarsten Lebensakt, als die anschaulichste nächste Aeußerung des Lebens selbst und als einen milden Verbrennungsprozeß bezeichnet (s. 173, p. 564). Schon oben konnten wir nachweisen, daß die Lichtproduktion bei keinem Leuchtorganismus in einem direkten Zusammenhange mit der Respiration steht, und zahlreiche Beispiele vom Sektretleuchten wie vom Leuchten getrockneter Leuchtorgane oder Sekrete längst abgestorbener Organismen haben uns zur Genüge erwiesen, daß der Vorgang der Lumineszenz keineswegs an die lebende Zelle gebunden ist. Auch der von PFLÜGER (475, p. 285) entwickelte Beweis, daß die leuchtende Substanz reizbar, und demnach lebende Materie sei, darf jetzt als widerlegt gelten, zumal nach den Ausführungen GIESBRECHTS (221, p. 672), der diesen Fehlschluß auf die Nichtbeachtung der von QUATREFAGES angeregten und von OWSIANNIKOW bestimmter formulierten Unterscheidung zwischen Leuchtmaterie und dem sie hervorbringenden Plasma zurückführt. Erst durch diese Trennung ergibt sich die zu der richtigen Fragestellung führende Einteilung der die Lichtproduktion betreffenden Probleme in das physiologische der Produktion des Leuchtstoffes und das rein chemische der von der Lumineszenz begleiteten Umwandlung desselben.

Der Leuchtstoff wird stets nur im Stoffwechsel der lebenden Zelle gebildet; er entsteht im Innern lebendiger Zellen. Darin sind sich alle leuchtenden Organismen gleich, im weiteren Verlaufe der Vorgänge aber zeigen sie eine so große Mannigfaltigkeit, daß fast alle erdenklichen Möglichkeiten verwirklicht scheinen.

Zunächst kann die Lumineszenz eine intracelluläre sein. Der Leuchtstoff verändert sich chemisch unter Lichtentwicklung und wird verbraucht im Innern der Zelle, die ihn gebildet hat. Dies ist der Fall zunächst bei den Einzelligen. Im Gegensatze zu F. LUDWIG (363, 365, s. 410, p. 115), nach dessen Vermutung die Kolonien der Leuchtbakterien nur infolge der ausgeschiedenen RADZISZEWSKIschen Körper leuchten, kommt MOLISCH (410, p. 115) auf Grund zahlreicher mikroskopischer Untersuchungen wie auch der Tatsache, daß Filtrate

leuchtender Salzwasser- oder Bouillonkulturen durch Chamberland- oder Berkefeld-Kerzen nicht die geringste Spur von Leuchten zeigen, zu dem sicheren Ergebnis, daß bei den Bakterien, ebenso wie auch bei den leuchtenden Mycelien der höheren Pilze, das Photogen im Innern der Zellen leuchtet und eine Ausscheidung leuchtender oder leuchtfähiger Substanz nicht stattfindet. Ausdrücklich bezeichnet es Molisch aber auch hier als unwahrscheinlich, daß die Lumineszenz beim intracellulären Leuchten eine vitale Funktion des Protoplasma sei; das labile Photogen vermag vielmehr auch unabhängig von der lebenden Substanz zu leuchten. Wenn wir uns hierin Molisch anschließen, so gelangen wir unter Berücksichtigung der für andere Leuchtorganismen gefundenen Tatsachen folgerichtig zu dem Schlusse, daß die Lichtentwicklung selbst tatsächlich nirgends im ganzen Organismenreiche einem Lebensprozeß entspricht. Allein für die Bakterien wäre diese Annahme noch möglich gewesen, zumal die Leuchtfähigkeit hier, soweit sich das bei ganzen Kolonien für das Einzeltier bestimmen läßt, unmittelbar nach dem Absterben aufhört und auch nach der mechanischen Zerstörung durch Zerreiben verschwindet (Macfadyen, 380, s. Molisch, 410, p. 116). Auch Giesbrecht (221, p. 673) tritt für die Unabhängigkeit der unmittelbaren Ursache des Leuchtens vom Leben des Organismus selbst bei solchen Tieren ein, deren Leuchten mit dem Tode erlischt, da ja der Leuchtstoff bei diesen sofort nach seiner Produktion verbraucht werden oder durch Zersetzungsprodukte der sterbenden Zellen seiner Leuchtfähigkeit verlustig gehen könnte.

Auch bei anderen Protisten, Peridineen und *Noctiluca*, geht die Lumineszenz des Leuchtstoffes intracellulär vor sich. Den Angaben von Quatrefages, daß bei *Noctiluca* das Leuchten am lebhaftesten an Rißstellen der nach Max Schultze (539) sich übrigens mit Osmiumsäure schwärzlich färbenden Protoplasmastränge auftrete, möchte ich mich nicht ohne weiteres wie Giesbrecht anschließen, der dabei an die Möglichkeit denkt, daß hier wie bei den Copepoden das Leuchten erst bei Berührung der leuchtfähigen Substanz mit der umgebenden Flüssigkeit (zwischen Protoplasmasträngen) erfolge. Die von Quatrefages aufgestellte und später auch von Watasé (627) vertretene Hypothese, daß das Leuchten eine Begleiterscheinung von Kontraktionsvorgängen sei, erkannten wir auch in ihrer Anwendung auf die leuchtenden Ophiuren schon als irrtümlich.

Daß bei den leuchtenden Eiern der Lampyriden keine Ausscheidung leuchtender Substanz nachgewiesen werden kann, daß also auch hier das Leuchten intracellulär erfolgt, ist oben bereits ausführlich begründet worden.

Die intracelluläre Lumineszenz findet sich aber auch bei den meisten Metazoen verwirklicht, bei welchen, wie sich aus unseren Ausführungen ergibt, der Leuchtstoff ausnahmslos in Drüsenzellen oder doch in Zellen von drüsigem Charakter gebildet wird. In der Mehrzahl der Fälle handelt es sich dabei wie bei den Leuchtkäfern um Drüsen ohne Ausführungsgang. Hier wird also die Leuchtsubstanz im Innern ihrer Bildungszellen unter Lumineszenzerscheinungen zersetzt, und die dabei entstehenden Verbrauchsprodukte werden im Kreislauf der Säfte entfernt. Allein schon in der Klasse der Fische lernten wir aber ferner noch andere Möglichkeiten kennen. Wir trafen hier neben geschlossenen Leuchtdrüsen solche mit Sammelbecken und

blind endigenden Ausführgängen. Ob hier das Leuchten nur im Innern der Zellen oder erst nach dem Austritt aus den Zellen in den Gängen oder drittens sowohl innerhalb wie außerhalb der Zellen stattfindet, sind Fragen, die wir bis jetzt nur hypothetisch zu lösen vermögen, wobei zunächst die erstgenannte Vermutung das meiste für sich hat, wenn wir das Ueberwiegen der Leuchtorgane ohne Ausführgänge bei den Fischen in Erwägung ziehen. Auch für die mit frei endigenden Ausführgängen versehenen Leuchtorgane der Fische haben wir uns schon oben der Ansicht angeschlossen, daß das Leuchten bereits im Innern des Drüsenkörpers und seiner Zellen stattfindet, da sonst die optischen Hilfsapparate wie Reflektoren und Linsen überflüssig erscheinen. Ob aber nicht außerdem eine Ausscheidung leuchtenden oder leuchtfähigen Sekretes erfolgt, ist wiederum eine der vielen ungelösten und nur durch die Beobachtung zu entscheidenden Fragen.

Bei den Schlangensternen ließ sich ein extracelluläres Leuchten nicht beobachten, obwohl sich auch hier die Drüsenzellen, die nach Mangolds und Reichenspergers Untersuchungen als die Bildungsstätten der Leuchtsubstanz angesehen werden müssen, mit Ausführgängen verbunden zeigten; auch hier muß also ein intracellulärer Verlauf der Lumineszenz festgestellt werden. Falls die durch Ausführgänge von Leuchtdrüsen ausgeschiedenen Sekrete nicht noch andere Bedeutungen haben, die wir bisher nicht durchschauen, so kann wohl auch angenommen werden, daß die Ausführgänge zur Entleerung verbrauchten Sekretes dienen, obwohl diese Auffassung nicht gerade eine Stütze dadurch erhält, daß bei so zahlreichen intensiv leuchtenden Organen, wie denjenigen der Leuchtkäfer und der Mehrzahl der Leuchtfische, keine derartige Möglichkeit besteht, die verbrauchte Leuchtsubstanz direkt aus dem Körper zu entfernen, daß sie hier vielmehr erst durch den inneren Stoffwechsel eliminiert werden muß. Ob wir gerade aus derartigen Fällen schließen dürfen, daß die zersetzte Leuchtsubstanz noch eine weitere Funktion als inneres Sekret zu erfüllen hat, oder ob in einer derartigen Funktion die Hauptbedeutung des vielleicht nur zufällig infolge bestimmter chemischer Eigentümlichkeiten leuchtenden Sekretes besteht, das sind alles Fragen, angesichts deren ein bescheidenes Schweigen angebrachter erscheint, als vage Hypothesen.

Für alle ohne Unterbrechung leuchtenden Organismen, Bakterien, Pilze und die von Steche beobachteten Oberflächenfische *Anomalops* und *Photoblepharon*, muß angenommen werden, daß die Assimilation der leuchtfähigen Stoffe der von Lumineszenz begleiteten Dissimalation derselben gleichen Schritt hält bezw. sie stets nur um ein kleines überwiegt. Bei den Bakterien scheint immer ein Vorrat von Leuchtsoff vorhanden zu sein, dessen leuchtende Oxydation vor sich geht, sobald Sauerstoff zur Verfügung steht. Daß allgemein das Erlöschen des Lichtes bei längerer Fortdauer der Reizung auf dem Verbrauche des aktiven Sauerstoffes beruht, wie Radziszewski (494, p. 335) meint, läßt sich aus den zahlreichen Beobachtungen an leuchtenden Tieren nicht mit Sicherheit rechtfertigen. Allerdings schließt sich Brandt (66) dieser Anschauung an, indem er das erneute Eintreten des Leuchtens der durch fortgesetztes Schütteln erloschenen Radiolarien nach einer Ruhezeit von 1—2 Stunden auf eine Ergänzung des aktiven Sauerstoffes zurückführt. Auch das Wiederaufleuchten bei chemischer Reizung, wenn

der mechanische Reiz bereits wirkungslos ist, ließe sich ja vielleicht im gleichen Sinne deuten, doch fehlen für eine nähere Begründung dieser Auffassung vorerst noch jegliche Versuche an leuchtenden Tieren. Viel näher liegt zunächst die Annahme, daß das bei den meisten Leuchttieren beobachtete und leicht zu bestätigende Verschwinden der Leuchtfähigkeit nach fortgesetzter Reizung und das Wiederkehren derselben nach einiger Zeit der Ruhe seine Ursache im völligen Verbrauch und der Regeneration des Leuchtstoffes, in Erschöpfung und Erholung der Photogen bildenden Zellen findet. Die Fälle, in welchen sich beispielsweise ein chemischer Reiz noch lichterregend erwies, wenn ein anderer Reiz, etwa der mechanische, versagte, lassen sich ebensogut auch mit einer größeren spezifischen Wirksamkeit des ersteren erklären.

Die Art und Weise, in der die physiologischen Reize die Lichtproduktion beeinflussen, kann eine sehr verschiedene sein, wie wir bereits in den einschlägigen Abschnitten besprachen. Bei den Copepoden erfolgt auf Reizung hin die Entleerung des an sich noch nicht leuchtenden Sekretes, das durch die Berührung mit dem umgebenden Medium dann aufleuchtet. Bei den Schlangensternen können Reize reflektorisch Leuchten hervorrufen, wobei offenbar bereits vorher vorhandene Leuchtsubstanz in die chemischen Bedingungen versetzt wird, die zur Lichtentwicklung führen. Dies ist wohl auch die hauptächliche Art der Reizwirkung auf leuchtende Tiere. Ob auch die Bildung des Leuchtstoffes direkt oder indirekt durch physiologische Reizung angeregt werden kann, läßt sich bisher nicht erweisen; spezifische Drüsennerven sind jedenfalls für Leuchtorgane noch nicht gefunden.

Gerade jene zahlreichen Versuche, in welchen auf fortgesetzte Reizung hin ein Versagen der Leuchtfähigkeit und nach längerer Ruhe die Wiederkehr derselben eintritt, sprechen entschieden dafür, daß bei den nicht konstant leuchtenden Tieren stets ein gewisser Vorrat fertig gebildeter, leuchtfähiger Substanz angehäuft wird und daß das Leuchten der Photogene nicht schon im Momente ihrer intracellulären Bildung erfolgt, wie es jedoch auch ganz gut möglich erscheint, wenn nämlich der Leuchtstoff schon im Augenblicke seiner Entstehung alle für seine zum Leuchten notwendige chemische Umsetzung erforderlichen Bedingungen vorfindet. Dies kann natürlich nur bei intracellulärer Lichtproduktion der Fall sein, nicht aber in allen Fällen von extracellulärer Lumineszenz, der wir uns jetzt zuwenden wollen. Auch bei dieser wird der Leuchtstoff im Innern von Drüsenzellen gebildet, die Lichtproduktion tritt aber stets erst nach einer räumlichen Trennung von den ihn bildenden Zellen ein. Dabei kann das Aufleuchten schon im Innern des Tierkörpers erfolgen, wie es bei *Pholas* der Fall zu sein scheint, oder es sind, wie es meistens, so in besonders deutlicher Weise bei den Copepoden, der Fall ist, noch irgendwelche Einflüsse von seiten der umgebenden Medien notwendig, um die Lichtproduktion hervorzurufen.

Wie die Organismen, deren Lichtproduktion sich intracellulär abspielt, besonders geeignet erscheinen zum Studium der physiologischen Bedingungen der Leuchtstoffproduktion und der Erregung der Lumineszenz, so liefern die Tiere mit ausgesprochen extracellulärer Lumineszenz in ihren leuchtfähigen Sekreten das günstigste Material,

um unter Ausschluß aller vitalen Einflüsse die rein chemischen und physikalischen Bedingungen der Umwandlung der leuchtfähigen in leuchtende Substanz klarzulegen. Es ist sehr zu wünschen, daß besonders von dieser Seite die Probleme der Lichtproduktion aufs neue in Angriff genommen werden, damit die zahlreichen Fragen ihrer Lösung entgegengehen, welche chemischen Eigenschaften den Photogenen zukommen, ob es verschiedene chemische Stoffe sein können oder ob die gleiche Substanz bei allen Organismen diese Funktion übernimmt, ob ferner der Sauerstoff in allen Fällen die, bereits in einem besonderen Abschnitte besprochene, conditio sine qua non darstellt und die Oxydationshypothese der Lumineszenz verallgemeinert werden darf, oder ob auch andere als Oxydationsvorgänge das Leuchten der Photogene hervorzurufen vermögen. Vielleicht kommen wir dann dem Ziele etwas näher, von dem ein mit der Lichtproduktion der Organismen so vertrauter Forscher wie GIESBRECHT zuversichtlich sagt: Da RADZISZEWSKI vom Leuchten begleitete und durch chemische Formeln ausdrückbare Vorgänge, die sich sehr wohl in Organismen abspielen könnten, aufgedeckt hat, so ist nicht daran zu zweifeln, daß man die Formeln auch für die im Organismus tatsächlich ablaufenden Leuchtprozesse aufstellen wird (221, p. 677). An schwachen derartigen Versuchen fehlt es ja jetzt schon nicht mehr. Nach GORHAM (229, p. 228) besteht die Veränderung, die die Lichtproduktien auslöst, in der Verbindung von Na oder Mg mit gewissen organischen Säuren bei Gegenwart von Sauerstoff oder in der späteren Oxydation der so gebildeten Produkte, und ein japanischer Naturforscher soll neuerdings (s. 259) die Spaltung polymerisierter Ketone im Leuchtorgan als den von Lumineszenz begleiteten chemischen Vorgang bezeichnet haben. Ueber den Wert derartiger Hypothesen freilich brauchen wir kaum mehr ein Wort zu verlieren, nachdem wir mehrfach betont haben, daß über die chemische Natur des Leuchtstoffes so gut wie nichts bekannt ist und daß nicht Hypothesen, sondern Tatsachen es sind, die hier vor allem not tun.

Wie wir in dem Kapitel über den Einfluß des Sauerstoffes auf die Biolumineszenz hervorhoben, ist für die Bakterien nachgewiesen und für die Leuchtkäfer sehr wahrscheinlich gemacht, daß freier Sauerstoff zur Lichtentwicklung notwendig ist. Wenn diese Ergebnisse auch größtenteils an lebenden Organismen und nicht an isoliertem, leuchtfähigem Materiale gewonnen wurden, so lassen sie sich jedenfalls als Stütze für die Hypothese verwerten, daß die von Lumineszenz begleiteten chemischen Umsetzungen der Leuchtsubstanz in Oxydationsvorgängen bestehen. Es steht auch, wenn wir die Gesamtheit der gefundenen Tatsachen überschauen, nichts direkt im Wege, diese Oxydationshypothese für alle Erscheinungen von Biolumineszenz zu verallgemeinern. Denn auch wo das Leuchten bei Abwesenheit von freiem Sauerstoff auftritt, ist es, wie bereits GIESBRECHT betont, nicht völlig ausgeschlossen, daß chemisch gebundener Sauerstoff von dem Leuchtstoff aus seiner Verbindung gelöst wird und daß auch in diesen Fällen die Lumineszenz auf Oxydationsprozessen beruht.

Vergessen wir aber nicht, daß wir hier Hypothesen, nicht aber Tatsachen vor uns haben!

VI. Technische und methodische Verwendung der Biolumineszenz.

Schon seit Jahrhunderten hat der Mensch das kalte Licht der Organismen nicht nur mit staunenden Augen bewundert, sondern auch versucht, diese seltene Form vitaler Energieproduktion seinen eigenen Zwecken dienstbar zu machen, und die Forschungsergebnisse der letzten Jahre lassen es keineswegs ausgeschlossen erscheinen, daß die organische Lumineszenz dazu berufen ist, in der Wissenschaft wie besonders in der Beleuchtungstechnik noch eine Rolle zu spielen, zumal sie nach LANGLEY und VERY die billigste Lichtproduktion darstellt, bei der auch wirklich fast alle verwendete Kraft zu Licht wird. Die genannten Forscher gehen sogar schon so weit, die Vermutung auszusprechen, daß es dereinst wohl gelingen könne, ein gleiches Licht fabrikmäßig herzustellen.

Bereits OVIEDO Y VALDES (445) berichtet, daß die Eingeborenen von Kuba ihren Leuchtkäfer *Pyrophorus noctilucus* als Leuchte benutzen, auch heute noch soll er dort eine Verwendung zur Beleuchtung von Wohnräumen finden. Dabei werden die Tiere, die sich in der Gefangenschaft mit Zuckerrohrscheiben füttern lassen, in durchlöcherte Kürbisflaschen gebracht und durch Rütteln derselben zum Leuchten gereizt (531, nach HUMBOLDT). Nach BROWNE (76) und HUMBOLDT sollen sich die Indianer Südamerikas die Leuchtkäfer zur Wegbeleuchtung an die Füße binden, und von mehreren Reisenden wird berichtet, daß der *Cucujo*, in Gazebeutel gehüllt, den Damen von Kuba, Havana und Brasilien als Haarschmuck dient, wie es eine Zeitungsnotiz auch von den Zimmermädchen in amerikanischen Hotels erzählt und wie es auch in Paris mit leuchtenden Käfern geschah (119, p. 35). In Veracruz bildeten sie daher auch einen Handelsartikel (BREHM, 73, p. 438).

Nach DUBOIS (160, s. MOLISCH, 410, p. 126) sollen sie auch noch zu anderen Zwecken gedient haben, zur Abhaltung von Schlangen, ferner den ersten Missionaren zum Lesen der Frühmesse, und bei ihren Festen sollen sich die Eingeborenen durch Einreiben des Gesichtes mit den Leuchtkäfern leuchtende Masken verschafft haben.

Ueber eine ähnliche Verwendung berichtet GARDNER von dem leuchtenden Hutpilz *Pleurotus Gardneri* BERK., der in Brasilien, als „Flor de Coco“ bekannt, von den Kindern abends als Laterne herumgetragen wird und dessen Licht selbst das Lesen ermöglicht (s. 268).

Auch sollen manche Indianer mit Leuchtkäfern, die sie in Glasflaschen ins Wasser senken, die Fische in ihre Netze locken (198), wie auch die Malayen die ausgeschnittenen Leuchtorgane von *Anomalops* und *Photoblepharon* oberhalb des eigentlichen Köders an der Angel befestigen, um größere Raubfische anzulocken (563). Nach MOLISCH machen die Fischer an den Seeküsten zum Ködern von Krebsen schon lange Gebrauch von leuchtenden Seefischen.

Eine vielseitige praktische Verwertung hat das Bakterienlicht bereits erfahren. Als erster hat DUBOIS (163, 164) Bakterienlampen hergestellt, indem er Glasgefäße mit leuchtender Bouillonkultur füllte. Mit ähnlichen Lampen, Glasgefäßen, deren Innenfläche mit leuchtender Gelatinekultur überzogen war, konnte er sogar auf der Weltausstellung in Paris 1900 einen Saal beleuchten. Ohne von dieser letzteren Lampenart Kenntnis zu haben, hat dann vor allen MOLISCH Bakterienlampen von lang andauernder Leuchtkraft konstruiert, indem er in großen, 1—2 Liter haltenden ERLENMEYER-Kolben auf Salzpeptongelatine Kulturen von *Bacterium phosphoreum* anlegte, wie sie Fig. 89 nach einer Photographie im Eigenlichte zeigt. Das Licht einer solchen Lampe läßt das Gesicht einer Person auf 1—2 m erkennen und ist selbst noch auf 64 Schritte deutlich wahrzunehmen. Mit Recht hebt MOLISCH als Vorzüge dieser Bakterienlampen die große Billigkeit, lange, ununterbrochene Leuchtdauer, Geruchlosigkeit und Gefahrlosigkeit hervor, die ihre praktische Verwendung empfehlen. Schon HELLER hatte auf die Bedeutung dieses Lichtes zur

gefahrlosen Beleuchtung von Pulvermagazinen und in Kohlenbergwerken hingewiesen, in neuester Zeit empfiehlt REITZ (507) die Bakterienlampe auch zu moderner Verwendung für Ballonfahrten. Die geringe Lichtintensität, die zunächst natürlich einen wesentlichen Grund gegen ihre Einführung bildet, würde sich nach BEIJERINCKS (39) Erfahrungen durch fortgesetzte Auslese der stärker leuchtenden Kolonien, nach MOLISCH auch durch Auswahl der Nährstoffe und Zusatz geeigneter Substanzen, allmählich steigern lassen. Auch würde eine geeignetere, praktischere Konstruktion von Glasgefäßen, die durch Furchen und Leisten oder runde Vertiefungen und Er-

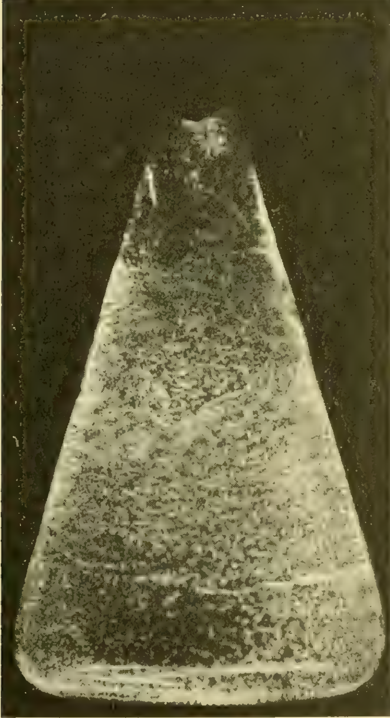


Fig. 89.



Fig. 90.

Fig. 89. Bakterienlampe im Eigenlichte photographiert. (Nach MOLISCH.)
Fig. 90. Photographie im Bakterienlicht. (Nach MOLISCH.)

höhungen eine Vergrößerung der leuchtenden Oberfläche bieten, wie auch die Verwendung von Reflektoren und Linsen die Lichtstärke und damit die Brauchbarkeit der Bakterienlampen wohl ganz erheblich steigern.

Eine geringere praktische Bedeutung als vielmehr wissenschaftliches Interesse im Hinblick auf die Eigenschaften des Organismenlichtes bietet dessen Verwendung zu photographischen Zwecken, die auch wieder von DUBOIS herrührt, welcher im *Pyrophorus*-Lichte eine Büste von CL. BERNARD aufnahm (139) und auch im Bakterienlichte scharfe Bilder erhielt (164). Auch MOLISCH hat derartige Versuche mit glänzendem Erfolge wiederholt, wie die in den Figg. 90 und 91 wiedergegebenen Photographien beweisen. Die Gegenstände wurden bei diesen Aufnahmen von neun Bakterienlampen von je 1 l Volum beleuchtet und bei der Schillerbüste 15, bei dem Thermometer 14 Stunden lang exponiert.

Von der zuerst von van Haren-Noman und Fischer (196), dann auch von Suchsland (572), Barnard und Macfadyen (24, 25) und von Molisch (406, 410) ausgeführten Photographie von Bakterienkulturen im Eigenlichte war bereits an anderer Stelle die Rede.

Einige physiologische Wirkungen des Bakterienlichtes, die auch in der wissenschaftlichen Methodik Verwendung fanden, verdienen hier noch Erwähnung. Nach Molischs (405, 410, 412), von Nadson (433) bestätigten Versuchen vermag es bei Pflanzenkeimlingen sehr deutlichen positiven Heliotropismus hervorzurufen. Auch die Chlorophyllbildung scheint dabei stattfinden zu können. Zwar verliefen die Versuche von Molisch (410) und Richter (511) negativ, wie auch die von Dubois mit dem *Pyrophorus*-Lichte (205, p. 208), und Molisch führt dies auf die zu geringe Intensität des Lichtes zurück, doch will Issatschenko (297, 298) bei Keimlingen von Hafer und Klee nach 24 Stunden langer Belichtung im Alkoholauszug nach der Methode von Pringsheim und Monteverde mit Bestimmtheit ein charakteristisches Chlorophyllband beobachtet haben und führt die negativen Erfolge der anderen Autoren auf die zu geringe Höhe der spektroskopisch untersuchten Schichten zurück.

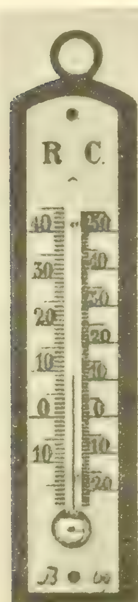


Fig. 91. Photographie im Bakterienlicht. (Nach Molisch.)

Weiter verwendete Beijerinck (s. Molisch, 412) *Photobacterium phosphorescens* Beijer., das im Gegensatze zu *Ph. Pflügeri* Beijer. mit Maltose Licht gibt, zum Nachweise außerordentlich geringer Spuren von Maltose bezw. von Diastase, wie er auch zeigen konnte (42, 38, 43), daß die zur Lichtentwicklung der Gegenwart von freiem Sauerstoff bedürfenden Leuchtbakterien ein feineres Reagens dafür abgeben als Natriumhydrosulfit oder Indigweiß und daß sie daher zum Nachweise kleinster Mengen von Sauerstoff, wie sie bei der Kohlensäureassimilation von Algenzellen frei werden, dienen können. Den praktischen Wert dieser Methode hat dann Molisch (409) aufs neue erwiesen.

Endlich hat Beijerinck (41) noch die Fähigkeit der Leuchtbakterien, durch Risse und Sprünge von Chamberlandschen Filterkerzen hindurchzuwachsen, dazu benutzt, die Bakterien als Testobjekte zur Prüfung derartiger Filtriereinrichtungen zu verwenden.

VII. Anhang zum allgemeinen Teil.

1. Scheinbare Lichtproduktion.

a) Reflexionserscheinungen etc.

Es liegt nicht in der Aufgabe der vorliegenden Abhandlung, auf alle diejenigen Fälle des Leuchtens der Organismen einzugehen, in welchen keine selbständige Lichtproduktion, vielmehr eine Reflexion einfallenden Lichtes oder anderer Vorgänge zu der Erscheinung Anlaß gibt. Hierhin gehört vor allem das Augenleuchten, wie es bei Katze, Hund, Hyäne, Schlangen, Enten, Nachtschmetterlingen (*Bombyx*- und *Sphinx*-Arten, so z. B. bei dem Totenkopf, *Sphinx atropos*) und zahlreichen anderen Tieren mehrfach beobachtet wurde und bei vielen

unter geeigneten Bedingungen leicht bestätigt werden kann, wie es auch beim Menschen, besonders bei albinotischen Individuen und beim amaurotischen Katzenauge zu beobachten ist und schon 1810 von PRÉVOST (485) richtig als reflektiertes Licht gedeutet wurde. Nur darauf sei an dieser Stelle hingewiesen, daß das besonders häufige Vorkommen des Augenleuchtens bei Raubtieren den Gedanken nahe legt, daß es bei manchen derselben vielleicht nicht ganz der biologischen Bedeutung entbehrt, indem es ähnlich auf die Beutetiere zu wirken vermag, wie der stechende Blick der Schlange, der den Vogel fasziniert und an die Stelle bannt.

Hierhin gehört ferner der Goldglanz, der von den Vorkeimen unseres Leuchtmooses *Schistostega osmundacea* und im Leuchtwasser von den Zellen des Flagellaten *Chromophyton Rosanoffii* ausgeht, weiter auch die durch Lichtreflex hervorgerufenen Färbungen zahlreicher Algen (s. MOLISCH, 410, p. 1) und der Lichtschimmer der Blätter von *Hookeria splendens* (302, zit. nach PÜTTER, 488).

Auch die sogenannten Leuchtorgane australischer Prachtfinken sind hier zu nennen. Bei den Nestjungen der Gouldamandine *Poëphila Gouldiae* hat CHUN (101) nachweisen können, daß das Leuchten der blauen, an den Schnabelwülsten befindlichen Papillen, die bei den flügge gewordenen Vögeln wieder schwinden, nur auf Reflexerscheinungen beruht und seine Bedeutung in der Wegweisung für die atzende Mutter besitzt, wie bei den in versteckten Nestern brütenden Nesthockern häufig die Schnabelwülste der Jungen durch auffallende Färbung ausgezeichnet sind.

Auf organismische Lumineszenz werden auch häufig die Irrlichter zurückgeführt, die jedoch zweifellos auch durch andersartige Vorgänge erzeugt werden können. Die meist bläulich-roten, seltener grünlichgelben Flämmchen, die sich in einiger Entfernung über dem Erdboden oder der Wasserfläche durch ihr Auftreten und Verschwinden an verschiedenen Stellen hüpfend zu bewegen scheinen, werden von manchen als elektrische Erscheinungen, ähnlich den Elmsfeuern, gedeutet, von anderen dagegen als leuchtende Gase oder Gasgemische aufgefaßt (s. SANDER, 520). Nach FLÖRICKE (198) sollen sie vielleicht durch Entzündung von Sumpfgasen durch winzige Elmsfeuer entstehen.

Auf elektrische Entladungen ist auch das seit Jahrhunderten bekannte Leuchten der Haare von Katzen, Kaninchen und Pferden wie auch des Menschen beim Streichen oder Kämmen im Finsteren zurückzuführen.

Vom Leuchten des Holzes durch Pilzmycelien wie von dem durch Insekten verursachten Blitzen des Holzes war bereits oben die Rede. Hier sei indessen noch darauf hingewiesen, daß auch gelegentlich die bereits von KIRCHER erwähnte blaue Fluoreszenz des wässerigen Auszuges des sogenannten Lignum nephriticum unter dem Titel leuchtendes Holz beschrieben wird, obgleich sie mit selbständiger Lichtproduktion nichts zu tun hat. LINNÉ hielt das Lignum nephriticum für das Holz der indischen *Moringa pterygosperma*, nach neueren Forschern stammt es indessen von der mexikanischen Leguminose *Eisenhardtia amorphoides*.

b) Blitzen der Blüten.

Etwas ausführlicher möchte ich hier noch eingehen auf die Lichterscheinungen an Phanerogamen, die als Blitzen der Blüten von

zahlreichen Beobachtern beschrieben wurden, und bei deren Erklärung noch Molisch einer älteren Deutung folgt, wie sie indessen nach einer ausgezeichneten Untersuchung von A. Schleiermacher gegenüber der bereits von Goethe entwickelten Anschauung heute nicht mehr aufrecht erhalten werden kann.

Linnés Tochter, Elisabeth Christina (353) war die erste, die das Blitzen der Blüten beschrieb (s. 410 u. 228). Auf dem Landgute ihres Vaters unweit Upsala sah sie die feuergelben Blüten von *Tropaeolum majus* im Garten abends vor der Dämmerung einzeln in plötzlich hervorschießendem Glanze aufblitzen.

Jngenhouss (287), Senebier (546) und Saussure (523), ebenso Treviranus bezweifelten die Richtigkeit dieser Beobachtung (s. 475, p. 294), die jedoch von Crome (109, s. 410, p. 155) für *Tropaeolum* und von Haggren (248) auch für *Calendula officinalis*, *Lilium bulbiferum*, *Tagetes* und *Helianthus*, von Zawadzki (649) an *Gorteria rigens*, von Johnson (289) außer an den genannten Blüten auch für *Polyanthus tuberosa*, von Goethe (1799), Green (1831) und Fries (1859) bestätigt wurde.

Wie schon Wilke in einem Zusatz zu der Linnéschen Mitteilung, so hielten auch Bertholon (47), Volta (619), Crome (109) und Zawadzki (649) das Blitzen der Blüten für ein elektrisches Phänomen (s. 410), eine Anschauung, zu der auch Molisch zurückkehrte, nachdem es ihm gelungen war, an der Kapuzinerkresse ein tatsächlich elektrisches Blitzen hervorzurufen. Als er ein auf Glas isoliertes Exemplar von *Tropaeolum* vom Konduktor einer Elektrisiermaschine lud, sah er hauptsächlich von den Blüten Funken und Lichtbüschel ausstrahlen, zumal wenn er den Blättern oder Blüten den Finger oder sonst einen guten Leiter näherte. Molisch zieht zum Vergleiche u. a. eine Beobachtung von Burchell heran, der in Afrika während eines Gewitters die Grashalme und Blätter leuchten sah, und kommt schließlich zu der Annahme, daß das Blitzen der Blüten keinen biologischen, sondern einen physikalischen Prozeß darstellt, wie er sich beim St. Elmsfeuer auch an den verschiedensten leblosen Gegenständen offenbaren kann (p. 160).

Warum Molisch, der übrigens auch die Anwesenheit kleiner Leuchttierchen wie beim Blitzen des Holzes als immerhin mögliche Ursache erwähnt, trotz mehrjähriger Versuche mit ganzen Beeten von *Calendula*, *Tropaeolum*, *Papaver* und anderen Blumen, doch niemals eine Spur irgendeiner Lichterscheinung bemerken konnte, werden wir noch erörtern.

Durch die Verbindung einer Beobachtungsschärfe, die auch über die scheinbar unbedeutenden Einzelheiten keinen Zweifel zuläßt, mit der glücklichen theoretischen Angliederung des einzelnen Phänomens an ähnliche Erscheinungen hat Goethe (227, 228) den Weg zur richtigen Erklärung gefunden. Er beschreibt das Blütenblitzen in seinem Entwurf einer Farbenlehre folgendermaßen: „Am 19. Juni 1799, als ich zu später Abendzeit, bei der in eine klare Nacht übergehenden Dämmerung, mit einem Freunde im Garten auf und ab ging, bemerkten wir sehr deutlich an den Blumen des orientalischen Mohns, die vor allen anderen eine sehr mächtig rote Farbe haben, etwas Flammenähnliches, das sich in ihrer Nähe zeigte. Wir stellten uns vor die Stauden hin, sahen aufmerksam darauf, konnten aber nichts weiter bemerken, bis uns endlich, bei abermaligem Hin- und Wiedergehen,

gelang, indem wir seitwärts darauf blickten, die Erscheinung so oft zu wiederholen, als uns beliebte. Es zeigte sich, daß es ein physiologisches Farbenphänomen, und der scheinbare Blitz eigentlich das Scheinbild der Blume in der geforderten blaugrünen Farbe sei.

Wenn man eine Blume gerad ansieht, so kommt die Erscheinung nicht hervor; doch müßte es auch geschehen, sobald man mit dem Blick wankte. Schielt man aber mit dem Augenwinkel hin, so entsteht eine momentane Doppelerscheinung, bei welcher das Scheinbild gleich neben und an dem wahren Bilde erblickt wird.

Die Dämmerung ist Ursache, daß das Auge völlig ausgeruht und empfänglich ist, und die Farbe des Mohns ist mächtig genug, bei einer Sommerdämmerung der längsten Tage noch vollkommen zu wirken und ein gefordertes Bild hervorzurufen.

Ich bin überzeugt, daß man diese Erscheinung zum Versuche erheben und den gleichen Effekt durch Papierblumen hervorbringen könnte."

Wie trefflich GOETHE in dieser Darstellung, welche das Blitzen der Blüten in das Gebiet der physiologischen Optik verweist, das Wesentliche erfaßt, ist erst ein Jahrhundert später verstanden und im vorigen Jahre von A. SCHLEIERMACHER gebührend gewürdigt worden, der die GOETHEsche Auffassung auf Grund sorgfältiger Versuche wieder zu Ehren gebracht und der modernen Sinnesphysiologie angepaßt hat. Der Erklärung als subjektive Farbenerscheinung schließt sich aber bereits HOFFMANN an (274, p. 197), wenn er das Schimmern roter und gelber Blüten auf ein längeres Verharren des lebhaften Sinneseindruckes zurückführt.

Der schwedische Botaniker FRIES (208, s. 410), der über seine zahlreichen, von 150 Personen bezeugten Beobachtungen über das Blitzen der Mohnblüten und Lilien berichtet, schob bereits die Entscheidung, ob die von GOETHE gegebene oder eine andere Erklärung die richtige sei, nicht den Botanikern, sondern den Physikern zu, und einem theoretischen Physiker blieb sie auch vorbehalten. In seinen mehrjährigen Untersuchungen an Kapuzinerblüten konnte SCHLEIERMACHER (529) mit dem Elektroskop zunächst niemals die geringsten Spuren einer elektrischen Spannung nachweisen. Doch gelang es ihm, die Erscheinung der blitzenden Mohnblüten genauer zu analysieren, wie er sie zum ersten Male an einem Juniabend kurz nach Sonnenuntergang beobachtete. Auch SCHLEIERMACHER betont, daß beim aufmerksamen Fixieren der einzelnen Blüte gar nichts zu bemerken war, daß aber ein weißliches momentanes Aufhellen seitwärts an einzelnen Blüten, so wie es seine Skizze zeigt (Fig. 92; der Pfeil bezeichnet die Richtung des Blickwechsels), beliebig hervorgerufen werden konnte, wenn man in etwa 2 m Entfernung von der Pflanze das Auge in 20—40 cm Höhe über den Blüten rasch horizontal wandern ließ. Es handelt sich also um ein nachlaufendes Bild oder sekundäres Bild, den sogenannten Ghost, der beim Blickwechsel über einem ruhenden Objekte erscheint. Dieses Nachbild kommt zustande durch die zeitlich später einsetzende Erregung der Stäbchen der Netzhaut des Dämmerungssehapparates und ist bei einem mäßigen Grade der Dunkeladaptierung am auffallendsten, erscheint dagegen nicht bei Helladaptierung und fehlt demgemäß auch im Netzhautzentrum. Daher zeigt es sich am besten in den langen Abenddämmerungen des nordischen Sommers und nur im indirekten Gesichtsfeld. SCHLEIERMACHER er-

klärt die Erscheinung also als Nachbild des grünen Hintergrundes; denn die Helligkeit für das Dämmerungssehen ist für Rot außerordentlich gering, während gerade das Maximum des Dämmerungswertes in das Grün fällt. Die roten Blüten bilden also für das die Erscheinung bedingende Dämmerungssehen dunkle Stellen, durch die das Nachbild sichtbar wird. Daß Goethe dagegen an ein Nachbild des roten Gegenstandes dachte, rührt nach Schleiermachers Ansicht vielleicht nur von der vorgefaßten Meinung her, in der er das Phänomen in der Komplementärfarbe erblickte, während den anderen Beobachtern die Aufhellung als farblos weißlich erschien.

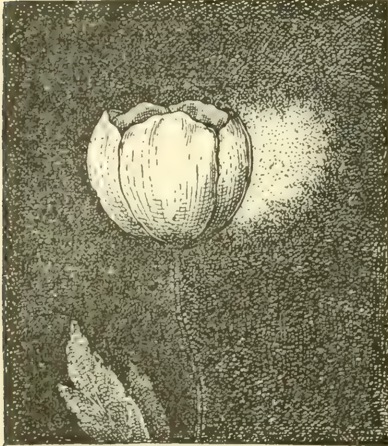


Fig. 92. Blitzende Mohnblüte. (Nach Schleiermacher.)

Schleiermacher hat nun die schon von Goethe vorgeschlagenen Versuche mit farbigen Papieren ausgeführt, und mit rotem und grünem Papier allerdings erfolglos gearbeitet. Bei Betrachtung eines kornblumenblauen Papiers auf schwarzem Hintergrunde bei Dämmerung blitzt es aber stets beim Oeffnen und Schließen des Auges wie bei raschem Blickwechsel weißlich auf, sehr deutlich auch bei Betrachtung eines blauen Papiers von 15 cm Breite auf ockerbraunem Fußbodengrunde aus 2 m Entfernung bei jedem Blickwechsel oder Blinzeln. Am nächsten kam der Versuch den Bedingungen beim Blitzen der Mohnblüten bei Verwendung eines orangeroten Papiers auf blauem Grunde. Die Aufhellung erschien jedesmal auf dem Blau an derjenigen Seite des gelbroten Fleckes, die später vom Blick getroffen wurde.

Den Grund für Molischs Mißerfolge in der Beobachtung des Blütenblitzens vermutet Schleiermacher teils darin, daß er wohl die einzelnen Blüten dauernd und aus zu großer Nähe fixiert habe und teils auch in der für das Auftreten von Nachbildern ungünstigen Ausdehnung seiner ganzen Blütenbeete.

Den angeblich blendend weißen Schein, den Hagen (s. 208) im dicksten Nebel der Schweizer Berge von den weißen Blüten der *Matricaria inodora* ausgehen sah, führt Schleiermacher auf die Steigerung der Empfindlichkeit bei Dunkeladaptierung zurück. Vielleicht ist auf subjektive Empfindungen auch die von Molisch als St. Elmsfeuer gedeutete Beobachtung von Thielau (1822) zurückzuführen (p. 160), der bei heftigem Schneegestöber an den Zweigspitzen der Bäume eine lebhafte bläulichweiße Lichterscheinung sah, die aufhörte, wenn die Zweigspitzen zur Erde gebogen wurden, wobei sich ja natürlich auch die Belichtung und der Hintergrund veränderten.

Auf das unterschiedliche Verhalten des Blütenblitzens vom sukzessiven Farbenkontraste weist ganz neuerdings auch W. Bölsche hin (53), der am hellen Tage bei schwerer Gewitterstimmung (also

wohl dunklem Himmel und einem gewissen Grade der Dunkeladaptation) an grellrot blühenden Pelargonien in 2 m Entfernung ein immer wieder erneutes blitzartiges Huschen und unfaßbar schnelles Zucken auf dem Rot der Blüten, doch ohne jegliche grüne Randflämmchen, beobachten konnte, eine Erscheinung, auf deren Wiederkehr er seitdem oft vergebens wartete.

In ähnlicher Weise beschreibt BALLENSTEDT (22) ein auf- und abwallendes Leuchten der Blüten der *Lychnis chalcedonica*, der brennenden Liebe, worin er ein Orientierungsmittel für Nachtinsekten vermutet. Auch dieses Phänomen hat nach SCHLEIERMACHER seine Ursache jedenfalls in den geringen Blickschwankungen, durch die das Bild immer wieder auf verschiedene Netzhautstellen fällt und je nach deren Erregbarkeitszustande in seiner Stärke wechselt.

Uebrigens ist das Blitzen der Blüten auch in den Tropen in der Abenddämmerung beobachtet worden, wie ein Bericht über das Leuchten von *Polyanthes tuberosa* in Bombay beweist (9).

Auch der blaue Phosphorschein, den SZÜTZ (575, s. 410) an den Blättern von *Phytolacca decandra* bemerkte, wird wohl in das Gebiet der subjektiven Farbenerscheinungen zu verweisen sein.

2. Dem Licht verwandte Energieformen, die von Organismen ausgehen.

Im Hinblick auf die theoretische Deutung wie auf die biologische Bewertung der Lichtproduktion der Organismen wird es von Interesse sein, auch andere Formen den Lichtstrahlen gleichartiger oder verwandter Energie in den Kreis unserer Betrachtung zu ziehen, wie sie von lebenden Geweben ausgehen können, ohne jedoch in den Bereich des dem menschlichen Auge sichtbaren Lichtes zu fallen.

Daß die Versuche von DUBOIS und MURAOKA, aus denen sich zu ergeben schien, daß das Licht von Bakterien und Johanniskäfern Eigenschaften ähnlich denen der Röntgenstrahlen besäße, auf methodischen Fehlern beruhten, wie MOLISCH nachweisen konnte, wurde bereits oben gesagt. Nur flüchtige Erwähnung verdient auch jene höchst merkwürdige Episode der Erforschung der von BLONDLOT entdeckten N-Strahlen, die wohl nur durch ihre psychologische Bedeutung ein bleibendes Interesse behalten wird. Die auch von BECQUEREL, CHARPENTIER und anderen französischen Forschern beobachteten N-Strahlen sollten, selbst unsichtbar, die Eigenschaft haben, eine ganz schwach leuchtende Lichtquelle stärker aufleuchten zu lassen. In einer Flut von einzelnen, flüchtig hingeworfenen und nirgends durch zahlenmäßige oder sonst kontrollierbare Angaben begründeten Mitteilungen wurde von (s. Lit.-Verz.) CHARPENTIER, BECQUEREL, E. und J. MEYER, BALLET und LAMBERT behauptet, daß die N-Strahlen außer von Röntgenröhren, Flammen, Metallen und Giftstoffen, auch von sämtlichen Organen des pflanzlichen und tierischen Körpers, besonders den Muskeln und Nerven, ausgingen, daß ihre Produktion, durch Druck oder Nervenreizung verstärkt, durch Anästhetika indessen abgeschwächt oder aufgehoben wird. Bei Vagusreizung sollten sie nur im Vagus verstärkt, im Herzen dagegen vermindert werden, und das völlige Verschwinden der vom Gehirn ausgehenden N- oder N_1-Strahlen während der Narkose galt als sicheres Zeichen des nahen Todes. Im umgekehrten Sinne wie

die N-Strahlen sollten die N_1-Strahlen alle Funktionen, so auch die des Geruchsinnes, negativ beeinflussen. Nach Best (49), der den N-strahlen ihr Grablied singt, hat Wood (644) die französischen Forscher in Nancy ihres Irrtums überführt, und Arbeiten von Lummer, Gehrke, Rosenbach und Podzena haben ergeben, daß die subjektiven, in der Organisation des Dunkelauges begründeten Helligkeitsschwankungen und suggestive, auch durch Gehörs- und Bewegungsempfindungen hervorgerufene Vorstellungen es waren, die jene Forscher täuschten.

Ueber die durch Radiumstrahlen in tierischen Geweben erzeugte Phosphoreszenz verdanken wir nächst Giesel, Himstedt, Holzknecht und Schwarz (542) besonders Exner (191) interessante Beobachtungen. Exner bediente sich einer mit einem Glimmerfenster versehenen Radiumkapsel und legte die zu prüfenden Gewebe auf ein das Fenster bedeckendes und den Lichteffekt völlig auslöschendes schwarzes Papier. Bei Dunkeladaptation sah er dann am stärksten die Augenlinse vom Frosch und Rinde leuchten, fast ebenso stark Muskeln vom Kaninchen und Frosch, wie auch Centrum tendineum des Zwerchfelles. Ein Unterschied der Lichtstärke von Muskel und Nerv während Ruhe und Tetanisieren ließ sich nicht feststellen. Ziemlich stark leuchteten auch Retina, Cornea, Glaskörper, Hirnrindensubstanz in dünner Schicht, Speichel und menschlischer Harn. Pigmentierte Froschhaut leuchtete nur, wenn sie mit der Außenseite nach unten lag, die Radiumwirkung durchdrang also das Pigment, während es das im Corium erzeugte Licht nicht hindurchließ. Auch Haare, Nägel und die dem schwarzen Papier genäherte Fingerkuppe zeigten deutliche Lumineszenz, Leber, Milz, Fettgewebe, Lunge, Blut vom Kaninchen (vom Frosch überhaupt nicht) leuchteten viel schwächer. Mit einem Nachleuchten waren diese Erscheinungen nicht verbunden.

Nicht mit dem Auge, sondern mittels der photographischen Platte wiesen Bouchard, Curie und Balthazard (61) eine von den Organen durch Radiumemanation getöteter Tiere ausgehende Wirkung nach, die sie auch wieder als Radioaktivität bezeichnen. Da am stärksten die Haare und Lungen die Platte schwärzten — allerdings auch die Nebennieren — so nehmen sie an, daß die vergiftende Emanation besonders mit der Atmung eindringt und auf die Haut wirkt. Die Augen zeigten hier nur wenig von dieser Wirkung.

Eine von lebenden Pflanzen und Tieren ausgehende Radioaktivität will dann Tommasina (597) nachgewiesen haben, und Szilard (574) berichtet über Strahlungserscheinungen des menschlichen Organismus.

Wie weit es sich in jenen Versuchen wirklich um eine induzierte Radioaktivität (vgl. Graetz, 231) handelte, dürfte nach Versuchen über die photographische Wirkung schwer zu entscheiden sein. Daß hierbei nur durch die peinlichst exakte Methodik Fehlschlüsse vermieden wurden, haben uns bereits die oben erwähnten Versuche von Molisch (410, p. 138) gelehrt, aus denen sich das Irrtümliche der Versuche von Muraoka ergab, wonach das Johanniskäferlicht selbst nach Filtration durch schwarzes Papier, Metallplatten und Karton noch auf die photographische Platte wirken sollte. Die Bromsilbergelatine kann nach Colson (107, s. Schläpfer, 526, p. 551) beeinflußt werden auf mechanischem Wege, durch Wärme, durch Elektrizität, durch Licht und auf chemischem Wege. Besonders letzteres kommt hier in Betracht. Molisch (410, p. 142) konnte die Beeinflussung der photo-

graphischen Platte durch Papier und Metalle nachweisen und erhielt besonders nach Auflegen von Stammscheiben von Eichen- oder Buchenholz auf die Platte bei der Entwicklung ein Bild, das alle Einzelheiten, Markstrahlen und Jahresringe wiedergab. Auch bei lebenden Organismen, nämlich bei nicht leuchtenden Bakterien, war eine solche Wirkung von Frankland (205) nachgewiesen. Molisch führt diese Wirkung, da sie nach Zwischenschalten einer Glasplatte ausblieb, auf den chemischen Einfluß eines aus dem Holze abdunstenden Körpers zurück, während Schläpfer (526, p. 552) daraus, daß an den Berührungsstellen keine Verwischung der Bildgrenzen stattfindet, die Berechtigung zur Annahme einer geradlinig erfolgenden optischen, „photoaktiven" Wirkung entnimmt. Eine solche „Photoaktivität", d. h. Eigenschaft, Lichtenergie zu übertragen, die Schläpfer bei weißem Papier, schwarzem Glanzpapier, Stanniol, Glimmer und Glas nachweisen konnte, fand sich nun nach Schläpfers Untersuchungen (525—528) auch bei tierischen Geweben, besonders aber beim Kaninchenblute, bei welchem er den Bedingungen der Erscheinung genauer nachforschte. Diese Photoaktivität zeigte sich beim Kaninchenblute wie auch bei Papier und Stanniol von der vorausgegangenen Belichtung abhängig und erlosch allmählich im Dunkeln. Während es sich danach um eine Photolumineszenz handeln würde, wie sie auch besonders bei Holz nach Besonnung nachzuweisen ist (Wiesner, 640, p. 324), faßt Schläpfer die Photoaktivität doch in erster Linie als eine Chemilumineszenz auf, die auf der Oxydation der Lipoide des Blutes beruhe.

Eine merkwürdige Imitation der gewebsreizenden Strahlenwirkung erhielten Werner und Lichtenberg (632, 633, 634) durch Injektion von Cholin in die Haut, wonach sie ebenso wie nach Bestrahlung mit Radium, zum mindesten im Stadium beträchtlicher Reaktion, ein sehr kräftiges Lichtemissionsvermögen, eine Erhöhung der Photoaktivität, beobachteten, die, im Gegensatz zu ihnen, Neupauer (435) als einen Fall von Chemilumineszenz aufgefaßt wissen will.

Auch die höchsten wissenschaftlichen Probleme, die Fragen nach der Seele des Menschen, werden bereits mit der Lehre von den Strahlen der lebenden Gewebe verknüpft, und schon tauchen in phantasievollen Köpfen, wie Naum Kotik (317), Hypothesen von psychischen Strahlungen und der Emanation der psychophysischen Energie hervor. Mit größerer Sicherheit aber werden wir jedenfalls auch hier die Ziele erreichen, wenn wir der Worte eingedenk bleiben, mit denen Ehrenberg sein Werk über das Leuchten des Meeres beschließt:

„Es ist schwer, genau und fein zu beobachten, aber noch schwerer, aus dem Beobachteten nicht mehr zu folgern, als es enthält."

Literatur.

Lichtproduktion.

1. **Achard**, *Nouv. Mém. de l'Acad. Roy. de Berlin 1783, p. 98.*
2. **Afzelius**, *Observations on the genus Pausus, and Description of a new species. Trans. of the Linn. Soc. London, Vol. 4 (1798), p. 261.*
3. **Agassiz, A.**, *Embryology of the Ctenophorae. Mem. Amer. Acad. of Arts and Sc., Vol. 10 (1874), No. 3.*
4. **Alenizyn, W. D.**, *In „Trudy" der Gesellschaft, Bd. 6 (1875), p. 11.*

5. **Allman, G. I.**, *On the emission of light by Anurophorus fimetarius Nicolet. Proc. Roy. Irish Acad. Dublin, Vol. 5 (1850), p. 125.*
6. — *Note on the phosphorescence of Beroë. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 4 (1862), p. 518.*
7. — *A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids, 1871.*
8. **Ambronn, H.**, *Ueber den Glanz der Sapphirinen. Mitteil. d. Zool. St. Neapel, Bd. 9 (1892), p. 479—482.*
9. **Anonym**, *Luminous plants. Journ. Bombay, Nat. Hist. Soc., Vol. 16 (1905), p. 367.*
10. **Apstein, C.**, *Das Plankton der Ostsee. In „Die Ostseeexpedition 1901". Abhandl. d. deutsch. Seefischereivereins, Bd. 7 (1902).*
11. — *Tierleben der Hochsee, Kiel 1905.*
12. — *Die pelagische Tierwelt der Tiefsee. Gartenlaube, 1908, p. 798.*
13. **Aristoteles**, *Historia animalium, Vol. 4 c. 1, 5 c. 19. Hist. des animaux. Traduction française par Camus, Paris 1783, T. 1, liv. 4, chap. 1, p. 171.*
14. **Artaud**, *Schweiggers Journ. f. Chem. u. Phys., Bd. 52 (1828), p. 319.*
15. **Asbjörnsen, P. Chr.**, *Brisinga endecacnemos. Fauna litoralis Norvegiae, Vol. 2, Bergen 1856.*
16. **Aubert et R. Dubois**, *Sur les propriétés de la lumière des Pyrophores. Compt. rend. Acad. des Sc., Vol. 99, p. 477.*
17. **Audouin**, *Dict. classique d'histoire nat. Article Crevette, 1824, p. 59.*
18. **Auzout**, *Sur les vers luisants dans les huitres. Mém. de l'acad. de Paris, T. 10 (1666), p. 453.*
19. **Azara**, *Essais sur l'histoire natur. des quadrupèdes de Paraguay, Paris 1801, T. 1, p. 215.*
20. **Bajon**, *Mém. pour servir à l'histoire naturelle de Cayenne. Rozier Journ. de Physique, T. 3 (1777), p. 106.*
21. **Baird, W.**, *On the Luminousness of the sea. London Mag. of nat. hist., Vol. 3 (1830), p. 315 (1831), p. 500.*
22. **Ballenstedt**, *Leuchtende Pflanzen. Naturwiss. Wochenschr. N. F. Bd. 2 (1902/03), p. 487.*
23. **Ballet, Gilbert**, *De l'émission des rayons N dans quelques cas pathologiques. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, T. 138 (1904), p. 524.*
24. **Barnard, J. E.**, *Luminous Bacteria. Nature, 1902.*
25. — *and* **A. Macfadyen**, *On luminous bacteria. Ann. of Bot., Vol. 16 (1902), p. 587.*
26. **Bartholin, Th.**, *De luce animalium. Hafn. 1669, p. 8.*
27. **Bary, de**, *Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten in Hofmeisters Handb. d. Botanik, Leipzig 1866, p. 230.*
28. **Baster**, *Opuscul. subsciv. Harlem 1759, Lib. 1, p. 31.*
29. **Bates, H. W.**, *Transact. entomol. Soc. London 1864, Proc., p. XIV.*
30. **Beal**, *Philos. Transact., Vol. 11 (1846), p. 599.*
31. **Beccari, Monti, Galeati**, *Comment. bononiensis, Vol. 2 (1724), p. 282.*
32. **Becker, J. J. M.**, *Annal. Soc. entomol. de France, Paris 1848, sér. 2, T. 6, bull. d. séanc., p. XIV.*
33. **Becquerel, E.**, *La lumière, T. 1 (1867), p. 419.*
34. — *Annales de Chimie et de Phys. 3. série, p. 55 u. 57.*
35. — **J.**, *Action des anesthésiques sur les sources de rayons N. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris, T. 138 (1904), p. 1159.*
36. — *u.* **A. Broca**, *Modifications de la radiation des centres nerveux sous l'action des anesthésiques. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, T. 138 (1904), p. 1280.*
37. **Beijerinck, M. W.**, *Le photobacterium luminosum, bactérie lumineuse de la mer du nord. Arch. Néerlandaises, T. 23 (1889), p. 401.*
38. — *Les bactéries lumineuses dans leur rapports avec l'oxygène. Arch. Néerlandaises, T. 23 (1889), p. 416.*
39. — *Sur l'aliment photogène el l'aliment plastique des bactéries lumineuses. Extrait des Arch. Néerlandaises, T. 24, p. 369—442.*
40. — *Over lichtvoedseeln plastisch voedsel van Lichtbakterien. Overgedruckt ŭit de Verslagen en Mededeelingen der K. Akad. van Wetenschappen, Afdeeling Natuurkunde, 2de Reeks, Deel 7, p. 239, 1890.*
41. — *Nieuwe Rotterdamsche Courant, 1890. Ref. in Hygien. Rundsch., Vol. 1 (1891), p. 209.*
42. — *Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Algen. Bot. Ztg., Bd. 48 (1890), p. 744.*
43. — *Photobacteria as a reactive in the investigation of the Chlorophyll-function. Koninkl. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam 1901, p. 45.*

44. **Bellesme, Jousset, de** *Recherches expérimentales sur la phosphorescence du lampyre. Journ. de l'anat. et de la physiol., T. 16 (1880), p. 121—169.*
45. — *Recherches expérimentales sur la phosphorescence du lampyre. Compt. rend. Acad. d. Sc., T. 90 (1880), p. 318—321.*
46. **Bennett, G.,** *Narrative of a whaling voyage round the globe. London 1840.*
47. **Bertholon, M. de S. Lazare,** *De l'électricité des végétaux. Paris 1783, p. 335.*
48. **Bertkau, Ph.,** *Beschreibung der Larve und des Weibchens von Homalisus suturalis. Deutsche entomol. Ztschr., 1891, p. 40.*
49. **Best, F.,** *Die N-strahlen. Klin. Monatsblätter f. Augenheilkunde, Bd. 43 (1905).*
50. **Bischoff,** *Ueber die Phosphoreszenz der unterirdischen Rhizomorphen. Schweiggers N. Journ. f. Chem. u. Phys., Bd. 9, p. 259.*
51. **Blackman, V. H.,** *Observations on the Pyrocysteae. The new Physiologist Vol. 1 (1902), p. 187.*
52. **Boeckmann,** *Scherers Journ. der Chemie, Bd. 5 (1801), p. 8.*
53. **Bölsche, W.,** *Stunden im All. p. 311. Leuchtende Pflanzen. Stuttgart u. Leipzig 1910.*
54. **Bohn, G.,** *Ces convoluta roscoffensis et la théorie des causes actuelles. Bull. Mus. d. Hist. Nat., 1903, p. 352—364.*
55. **Boisduval, J. A.,** *De la phosphorescence des chenilles de Mamestra oleracea L. in Silbermann, G. Revue entomol., Strasbourg et Paris, T. 1 (1833), p. 226.*
56. **Bonastre,** *Journal de Pharmacie, Avril 1825.*
57. **Bongardt, J.,** *Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane einheimischer Lampyriden. Diss. Heidelberg, 1903, p. 1—49. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 75 (1903).*
58. — *Zur Biologie unserer Leuchtkäfer. Naturwiss. Wochenschr., 1904, p. 305.*
59. **Borch,** *Memoria sopra il fosforo marino. Atti dell'Accad. di Siena, T. 6, p. 347.*
60. **Bosc,** *Hist. nat. des vers, T. 2, p. 147, 174.*
61. **Bouchard, Curie** und **Balthazard,** *Action physiologique de l'émanation du radium. Compt. rend. de l'Acad. de Sc., T. 138 (1904), p. 1384.*
62. **Bourzes,** *Voyage aux Indes. Paris 1704. Letter concerning the luminous appearance observable in the wake of ships in the Indian Sea. Philos. Transact., Vol. 11, p. 599.*
63. **Bowring, J. C.,** *On the phosphorescence of Fulgora candelaria L. Ann. and Magaz. of Nat. Hist. London, 1844, p. 427.*
64. **Boyle, Robert,** *Philos. Transact., 1667, 1672, No. 89, 1676, No. 125.*
65. — *Works, Vol. 3 (1673), p. 91, 304.*
66. **Brandt, K.,** *Die koloniebildenden Radiolarien. Fauna u. Flora, Neapel, Bd. 13, 1885, p. 136.*
67. **Branner, J. C.,** *The reputation of the Lantern-fly. The americ. Naturalist., Philadelphia, Vol. 19 (1885), p. 834.*
68. **Brauer, A.,** *Ueber die Knochenfische. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges., 1904, p. 16—35.*
69. — *Die Gattung Myctophum. Zool. Anz., Bd. 28 (1904).*
70. — *Die Tiefseefische. I. Systematischer Teil. Wiss. Ergeb. der Valdivia-Exped. Jena 1906.*
71. — *Die Tiefseefische. II. Anatomischer Teil. Jena 1908.*
72. **Brefeld, O.,** *Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. III. Heft. Basidiomyceten I., Leipzig 1877, p. 136.*
73. **Brehm,** *Tierleben, bearb. v. Schödler, Bd. 3, Leipzig 1883.*
74. **Brewster,** *Edinburgh Philos. Journ., 1823, p. 194.*
75. **Brischke,** *Leuchtende Dipteren. Deutsche Entom. Ztg., Bd. 20 (1876). Heft 3, Entom. Monatsblätter v. D. Kraatz, Berlin.*
76. **Browne, Patrik,** *Natural History of Jamaica, London 1756, p. 432.*
77. **Brücke, Ernst,** *Vorlesungen über Physiologie, 2. Aufl., Bd. 2, Wien 1876, p. 24.*
78. — *Vorlesungen über Physiologie, 3. Aufl., p. 60.*
79. **Brugière,** *Sur la qualité phosphorique du ver de terre, dans certaines circonstances. Journ. d'hist. nat., T. 2, p. 267.*
80. **Brugnatelli, L. G.,** *Annali di Chimica e Storia naturale etc., Pavia, 1790 bis 1802, Vol. 21, T. 13 (1797, 1808, 1809).*
81. **Bütschli,** *Protozoa, II. Abt. Bronns Klassen u. Ordn., Bd. 1, 1885—1887.*
82. **Burkhardt,** *On the luminous organs of Selachian fishes. Ann. Mag. nat. Hist., Ser. 7, Vol. 6 (1900).*
83. **Burmeister, H. C. C.,** *Handbuch der Entomologie, Bd. 1, Berlin 1832, p. 535.*
84. **Callaud,** *Journal de Pharmacie, Vol. 7, p. 579.*
85. **Canton, J.,** *Experiments to prove that the Luminousness of the sea arises from the Putrefaction of its animal substances. Philos. Transact., Vol. 59 (1769), p. 448.*
86. **Carradori,** *Brugnatelli. Ann. di Chimica, 1797.*

87. **Carrara, M.,** *Sulla fosforescenza della luciola comune (Lampyris italica). Bibl. italiana Milano, Vol. 82 (1836), p. 357.*
88. **Carus, P.,** *Electricity and phosphorescence in the animal world. The open court. Chicago, Ill., Vol. 15 (1901), p. 540—550.*
89. — *Analecten zur Naturwissenschaft und Heilkunde, 1829.*
90. **Champion, G. C.,** *Transact. entomol. Soc., London 1883, proceed. p. XX.*
91. **Charpentier, A.,** *Compt. rend. de la soc. de Biol., T. 56 I. (1904), p. 69, 273, 276, 527, 528, 531, 727, 1045, 1047; T. 57 (1904), p. 150.*
92. — *Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, T. 137 (1904), p. 1049, 1277; T. 138 (1904), p. 45, 520, 584, 648, 919, 1121, 1351.*
93. **Chiarini,** *Ricerche sulla struttura degli organi fosforescenti dei pesci. Ric. Fisiol. L. Luciani, Milano 1900.*
94. — e **Gatti,** *Ricerche sugli organi biofotogenetici dei pesci. Parte I: Organi di tipo ghiandolare. Rend. Atti della R. Accad. Lincei. Classe Sc. fis. math., nat., Vol. 8, 1. sem. 1899.*
95. **Chun, C.,** *Ctenophoren des Golfes von Neapel. Fauna und Flora, Neapel, Bd. 1 (1880).*
96. — *Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen, 1887. Bibl. Zool., Heft 1, vergl. auch Sitz.-ber. Akad. d. Wiss., Berlin, Bd. 30 (1889).*
97. — *Leuchtorgan und Facettenauge. Ein Beitrag zur Theorie des Sehens in großen Meerestiefen. Biol. Ctbl., Bd. 13 (1893), p. 544—571.*
98. — *Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. Biblioth. Zool., H. 19, p. 196—212. Die Leuchtorgane der Euphausiden, Stuttgart 1896.*
99. — *Ueber Leuchtorgane und Augen von Tiefsee-Cephalopoden. Verhandl. Dtsch. Zool. Ges., 1903, p. 67—91.*
100. *Aus den Tiefen des Weltmeeres, p. 565—573, Leuchtorganismen der Tiefsee, Jena 1903.*
101. *Ueber die sogenannten Leuchtorgane australischer Prachtfinken. Zool. Anz., Bd. 27 (1904), p. 61—64.*
102. **Claparède, Ed.,** *Les annélides chétopodes du golfe de Naples. Mém. soc. phys. hist. nat., Genève 1868.*
103. **Claus,** *Ueber einige Schizopoden etc. Messinas. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 13 (1863), p. 446.*
104. — *Grundzüge der Zoologie, 4. Aufl., 1881, Bd. 2, p. 39.*
105. — **-Grobben,** *Lehrbuch der Zoologie, Marburg 1905.*
106. **Cocco, A.,** *Su di alcuni Salmonidi del Mare di Messina. Lett. al C. L. Bonaparte. Nuovi Ann. d. Sc. nat. di Bologna (1), 5, 2, 1838.*
107. **Colson,** *Rôle des différentes forme de l'énergie dans la photographie à travers de corps opaques. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., T. 122 (1896), p. 598.*
108. **Conroy,** *Nature, T. 26 (1882), p. 319.*
109. **Crome,** *In Hoppes botan. Taschenbuch f. 1809, p. 52.*
110. **Curtis,** *Zool. Journ., 1827, p. 379.*
111. **Dahl, Fr.,** *Pleuromma, ein Krebs mit Leuchtorgan. Zool. Anz., Bd. 16 (1893), p. 104—109.*
112. — *Leuchtende Copepoden. Zool. Anz. 17. (1894), p. 10.*
113. **Dartous de Mairan,** *Sur la cause de la lumière des phosphores et des Noctiluques, Bordeaux 1717.*
114. **Darwin, Charles,** *Reise eines Naturforschers um die Welt. Tagebuch auf der Reise mit dem Beagle, 1839. Deutsch v. H. Schmidt, Leipzig 1909. Kröners Volksausgabe.*
115. **Davy, H.,** *Philos. Transact., 1810, p. 287.*
116. **De Geer,** *Mém. présentés à l'Acad. de Paris, T. 2, p. 261.*
117. **De la Perrière,** *Mechanisme de l'Electricité, T. 1, p. 111.*
118. **De la Voye,** *Lettres sur les vers luisants dans les huitres. Mém. de l'Acad. de Paris, T. 10 (1666), p. 455.*
119. **Della Valle,** *La luce negli animali. Diss. Neapel, 1875.*
120. **Delle Chiaje,** *Istituz. di Anat. compar., Vol. 2 (1836), p. 121.*
121. **Derschau,** *Flora oder bot. Ztg., 6. Jahrg., Bd. 1 (1823), p. 117.*
122. **Dessaigne,** *Sur les phosphorescences. Journ. de Physique, T. 68, p. 444; T. 73, p. 41; T. 74, p. 101.*
123. — *De la phosphorescence par insolation. Journ. de Physique, T. 69 (1809), p. 5.*
124. **Dicquemare,** *Rozier Journ. de Physique, T. 6 (1775), p. 319; T. 12 (1778), p. 137.*
125. **Distant, W. L.,** *On a probable explanation of an unverified observation relative to the family Fulgoridae. Transact. of the entomol. soc. London, 1895, p. 429.*
126. **Dittrich, R.,** *Ueber das Leuchten der Tiere. Wissensch. Beil. z. Progr. d. Realgymn. am Zwinger. Breslau 1888.*

127. **Döderlein, L.**, *Seeigel von Japan und den Liu-Kiu-Inseln. Arch. f. Naturgesch. Bd. 51 (1885), p. 73—112.*
128. — *Echinodermen von Ceylon. Bericht über die von dem H. Sarasin gesammelten Asteroidea, Ophiuroidea und Echinoidea. Zool. Jahrb., Bd. 3 (1888), p. 821—846.*
129. **Doflein, F.**, *Ueber Leuchtorgane bei Meerestieren. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, Bd. 22 (1906), p. 133—136.*
130. — *Beiträge zur Naturgeschichte Ostasiens. 1906.*
131. *Ostasienfahrt. Erlebnisse und Beobachtungen eines Naturforschers in China, Japan und Ceylon. Leipzig-Berlin 1906.*
132. **Doinet, M. L.**, *Des phénomènes phosphorescents observés sur la surface de la mer. Procès-verbaux de la soc. Linnéenne Bordeaux, T. 61 (1905), p. XCVII—C.*
133. **Donavan**, *An epitome of the natural hist. of the insects of China. London 1798.*
134. **Driessen, J. C.**, *Beobachtungen von Ausleerungen leuchtenden Urins. Gilberts Annal., Bd. 59 [29] (1818), p. 262.*
135. **Dubois, R.**, *Sur la lumière des Pyrophores. Compt. rend. soc. de biol., Paris 1884.*
136. — *Note sur la physiologie des Pyrophores. Compt. rend. soc. de biol., Paris 1884, p. 661.*
137. — *Note sur l'action des hautes pressions sur la fonction photogénique du lampyre. Compt. rend. soc. de biol., Paris 1884, p. 675.*
138. — *Fonction photogénique des pyrophores. Compt. rend. soc. biol., 1885 (sér. 8, 2), p. 559—562.*
139. — *Les Elaterides lumineux. Bull. de la soc. zool. de France, Paris 1886, p. 1.*
140. — *Sur la luminosité des oeufs d'Insectes. Bull. de l'Assoc. franç. pour l'Avancement des sc. Congrès de Nancy, 1886, 1. part, p. 155.*
141. — *De la fonction photogénique chez les myriapodes. Compt. rend. soc. biol., 1886 (sér. 8, 3), p. 518—522.*
142. — *De la fonction photogénique chez les Podures. Compt. rend. soc. biol., 1886, p. 600—603.*
143. — *De la fonction photogénique dans les oeufs du lampyre. Bull. de la soc. zool. de France, Paris 1887, fasc. 1.*
144. — *Note zur les myriapodes lumineux (Réponse à M. Macé). Compt rend. soc. biol., 1887, 6 (sér. 8, 4).*
145. — *Recherches sur la fonction photogénique. Compt. rend. de l'Acad. de sc. Paris, T. 104 (1887), p. 1456.*
146. — *Compt. rend. Acad. de sc., T. 105 (1887), p. 690.*
147. — *Sur le rôle de la symbiose chez certains animaux marins lumineux. Compt. rend. Acad. de sc., T. 107 (1888), p. 502.*
148. — *Les microbes lumineux. Lyon 1889.*
149. — *Sur la production de la lumière chez le Pholas dactylus. Compt. rend. soc. biol., T. 40 (1889), p. 451—453.*
150. — *Nouvelles recherches sur la phosphorescence animale. Compt. rend. soc. biol., T. 41 (1889), p. 611—614.*
151. — *Nouvelles recherches sur la production de la lumière par les animaux et les végetaux. Compt rend. Acad. sc., T. 111 (1890), p. 363.*
152. — *Nouvelles recherches sur la phosphorescence de la viande. Lyon 1891.*
153. — *Anatomie et physiol. comparées de la Pholade dactyle. Annal. de l'Univers. de Lyon, Paris 1892, p. 131.*
154. — *Sur la production de la phosphorescence de la viande par le photobacterium sarcophilum. Extr. de Annal. de la soc. Linn. de Lyon, T. 39, 1892.*
155. — *Sur le mécanisme de la production de la lumière chez l'Orya barbarica d'Algérie. Compt. rend. de l'Acad. de sc., T. 117 (1893), p. 184.*
156. — *Extinction de la luminosité du Photobacterium sarcophilum par la lumière. Compt. rend. soc. biol., T. 45 (1893), p. 160—161.*
157. — *Les rayons X et les êtres vivants. Compt rend. soc. biol., T. 48 (1896), p. 384—385.*
158. — *Nouvelles recherches sur la production de la lumière par les êtres vivants. Compt. rend. soc. biol., T. 48 (1896), p. 995.*
159. — *Luciferase. Compt. rend. Acad. de sc., T. 123 (1896), p. 653.*
160. — *Leçons de physiologie générale et comparée. II. Biophotogenèse ou production de la lumière par les êtres vivants. Paris 1898, p. 451.*
161. — *Sur le pouvoir éclairant et le pouvoir photochimique comparée des bouillons liquides des photobactéries. Photographies obtenues par les photobactériacées. Lampe vivante. Compt. rend. soc. biol., T. 53 (1901), p. 133—134.*
162. — *Nouvelles recherches sur la biophotogenèse. Compt. rend. soc. biol., 1901, p. 702.*
163. — *L'éclairage par les microbes. La nature, 1901, p. 293.*
164. — *Das kalte Licht. Die Umschau, 1901, p. 221.*

165. **Dubois, R.**, *Lumière animale et lumière minérale. Compt. rend. soc. biol., T. 56, I (1904), p. 442—444.*
166. — *Rectification à propos de deux de ses notes antérieures. Compt. rend. soc. biol. T. 56, I (1904). p. 621.*
167. — *Sur le mécanisme de la biophotogenèse. Compt. rend. soc. biol., 1905, p. 1043.*
168. — *Mécanisme intime de la formation de la Luciférine; analogies et homologies des organes de Poli et de la glande hypobranchiale des mollusques purpurigènes. Compt. rend. soc. de biol., T. 62 (1907), p. 850.*
169. **Eaton, A. E.**, *Sur la phosphorescence du Caenis dimidiata Steph. Transact. of the entom. Soc. of London, 1880, proceed., p. VIII.*
170. — *Luminous may-fly from Ceylon. Transact. of the entomol. soc. of London, 1882, proceed., p. XIII.*
171. **Ehrenberg, C. G.**, *Ueber einen neuen, das Leuchten der Ostsee bedingenden, lebenden Körper. Poggendorffs Ann. d. Phys. und Chem., Bd. 33 [99] (1831), p. 147.*
172. — *Abh. d. Akad. d. Wiss., Berlin 1833, p. 307.*
173. — *Das Leuchten des Meeres. Abhandl. d. Kgl. Akad. d. Wiss. Berlin, 1834, p. 411 —572.*
174. — *Abhandl. d. K. Akad. d. Wiss. Berlin, 1838, p. 45 u. 258.*
175. — *Ueber das Leuchten und über neue mikroskopische Leuchttiere des Mittelmeeres. Monatsschr. d. K. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1859, p. 727—738.*
176. — *Die das Funkeln und Aufblitzen des Mittelmeeres bewirkenden unsichtbar kleinen Lebensformen. Festschr. z. Feier d. 100-jähr. Bestehens d. Gesellsch. Naturforsch. Freunde zu Berlin, 1873.*
177. **Eigenmann, C. H.** *und* **R. J.**, *On the phosphorescent spots of Porichthys margaritatus. West. Amer. Scient., Vol. 6, 1889.*
178. **Eijkman, C.**, *Geneeskundig Tijdschrift v. Nederlandsch-Indië, 1892, Deel 32, Afl. 4, p. 109.*
179. **Eimer, Th.**, *Vorläufige Mitteilungen über die Nerven von Beroë. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 8 (1872), p. 647.*
180. — *Bemerkungen über die Leuchtorgane von Lampyris splendidula. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 8 (1872), p. 653.*
181. **Ellis**, *An account of the sea pen or Pennatula phosphorea. Philos. Transact., Bd. 53, 1763.*
182. **Emery, C.**, *Untersuchungen über Luciola italica L. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 40 (1884), p. 338—355.*
183. — *Bull. della soc. entomol. italiana, anno 17, p. 351.*
284. — *Phosphorescent Organs in Scopelus. Mitteil. Zool. Station Neapel, Bd. 5, 1884.*
185. — *Intorno alle macchie splendenti della pelle nei pesci del genere scopelus. Mitteil. d. Zool. Station Neapel, Bd. 5 (1884), p. 471.*
186. — *La lumière de la luciola italica observée au microscope. Arch. ital. de biol., T. 7 (1886), p. 274—278.*
187. — *La luce negli amori delle Luciole. Bull. Soc. Ent. Ital., anno 18 (1887), p. 406; übers. in Entom. Ztg. Stettin, Bd. 48, p. 201.*
188. — *Das Leuchtorgan am Schwanze von Scopelus Benoiti. Biol. Ctbl., Bd. 8, 1888.*
189. **Evans, W. T.**, *(Note sur la phosphorescence du Fulgora laternaria L.). Transact. entomol. Soc. London, 1865, proceed. p. CII.*
190. **Eversmann**, *Gelehrte Nachrichten der Universität Kasan, 1838.*
191. **Exner, S.**, *Einige Beobachtungen über die durch Radiumstrahlen in den tierischen Geweben erzeugte Phosphoreszenz. Ctbl. f. Physiol., Bd. 17 (1903), p. 177.*
192. **Fabre, J. H.**, *Ueber Phosphoreszenz im Pflanzenreiche. Ann. des sc. natur. Botan., sér. 4, T. 4 (1855), p. 179.*
193. — *Poggendorfs Annal., 1856, 97 [4], 7, p. 336.*
194. **Fabricius ab Aquapendente**, *De oculo visus organo. 1592, cap. 4.*
195. **Falger, D.**, *Untersuchungen über das Leuchten von Acholoë astericola. Biol. Ctbl., Bd. 28 (1908), p. 641—649.*
196. **Fischer, B.**, *Ctbl. f. Bakt. Bd. 3 (1888), p. 140; Bd. 4, p. 89.*
197. **Flaugergues**, *Lettre sur le phosphorisme des Vers de terre. Journ. de phys., T. 16 (1771), p. 311.*
198. **Floericke, F.**, *Nächtliche Waldbeleuchtung. Kosmos, Bd. 5 (1908), p. 239.*
199. **Forskål**, *Fauna aegyptiaco-arabica, 5. Descriptiones animalium, quae in itinere orientali observavit. Havniae, 1762, 1775. p. 109.*
200. **Forster, G.**, *Lichtenbergs Göttingisches Magazin d. Wissensch. u. Literatur, Jahrg. 3 (1783), St. 2, p. 281.*
201. **Forster, Joh. Reinh.**, *Forsters Bemerkungen auf seiner Reise um die Welt 1783. 57. Uebers. von The phosphoreal light of the sea water. London 1778.*

202. **Forster, J.,** *Ueber einige Eigenschaften leuchtender Bakterien. Ctbl. f. Bakt., Bd. 2 (1887), p. 339.*
203. **Fougeroux de Bondaroy,** *Mém. de l'Acad. de Paris 1766, p. 340.*
204. — *Sur la lumière que donne l'eau de la mer principalement dans les lagunes de Venise. Ebenda, 1767, p. 120.*
205. **Frankland, P.,** *Ctbl. f. Bakt., 1. Abt., Bd. 24 (1898), p. 609.*
206. **Franklin, B.,** *Exper. and observations on electricity, 1768, p. 273.*
207. **Friend, H.,** *Luminous earthworms. Nature, Vol. 47 (1893), p. 462.*
208. **Fries, Th. M.,** *Ueber Lichtphänomene bei Pflanzen. Flora, 1859, p. 182.*
209. **Fripp, H.,** *On the light-emitting apparatus of the glowworm. Popular science rev., Vol. 5, No. 20.*
210. **Gaertner, D. C. F.,** *Bemerkungen und Versuche über das leuchtende faule Holz. Scherers Journ. d. Chem., Bd. 3 (1799), p. 14, 27.*
211. **Gamble, F. W.,** *and* **Keeble, F.,** *The bionomics of convoluta roscoffensis with reference to its green cells. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 47 (1903), p. 361.*
212. **Garman,** *Scolopendrae lux innata. Miscellan. Acad. Nov. Curios., Dec. 1, Ann. 1 (1670), p. 307.*
213. **Gatti,** *Ricerche sugli organi biofotogenetici dei Pesci. Parte 2. Organi di tipo elettrico. Parte 3. Sviluppo degli organi dei due tipi. Atti Accad. Lincei Rendic., 5, Vol. 8 (1899).*
214. — *Ricerche sugli organi luminosi dei pesci. Annali di Agricoltura 1902. Lavori eseguiti nella R. Stazione di Piscicultura di Roma.*
215. **Gehrke,** *Physikal. Ztschr., Bd. 6 (1905), p. 7.*
216. **Gesner, C.,** *De lunariis. Tiguri 1555.*
217. — *Historia animalium, 1558.*
218. **Giard, A.,** *Nouvelles recherches sur les bactéries lumineuses pathogènes. Compt. rend. Soc. biol., T. 42 (1890), p. 188—191.*
219. — *et* **Billet, A.,** *Observations sur la maladie phosphorescente des talitres et autres crustacés. Ebenda, T. 41 (1889), p. 593—597.*
220. **Giesbrecht, W.,** *Pelagische Copepoden. Flora und Fauna des Golfes von Neapel, Bd. 19 (1892).*
221. — *Ueber das Leuchten der pelagischen Copepoden und das tierische Leuchten im allgemeinen. Mitteil. d. Zool. St. Neapel, Bd. 11 (1895), p. 648—694.*
222. — *Ueber den Sitz der Lichtentwicklung in den Photosphärien der Euphausiiden. Zool. Anz., Bd. 19 (1896), p. 486.*
223. **Giglioli, E. H.,** *La fosforescenza del mare. Note pelagiche etc. Atti R. Accad. Sc. Torino, Vol. 5 (1870).*
224. **Gimmerthal, B. A.,** *Observations sur la métamorphose de quelques Diptères de la famille des Muscides, et sur la phosphorescence d'une Chenille de Noctuelle (Noctua occulta L.). Bull. de la Soc. impér. des Natural. de Moscou, T. 1 (1829), p. 136.*
225. **Gmelin,** *Handb. d. theoret. Chemie, 3. Ausg., Bd. 1, p. 90.*
226. **Godeheu de Riville,** *Mém. sur la mer lumineuse. Mém. de Math. et Phys., T. 3 (1754), p. 269.*
227. **Goethe, W. v.,** *Entwurf einer Farbenlehre. I. Abt. Physiologische Farben. V. Farbige Bilder, § 54, 1810.*
228. — *Nachträge zur Farbenlehre. Physiologe Farben. § 5. Leuchtende Blumen, 1820.*
229. **Gorham, F. G.,** *Die lichterzeugenden Bakterien. 5. Vers. Ges. amerik. Bakteriologen 1903. Ctbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 13 (1904—05), p. 227—228.*
230. **Gounelle, E.,** *Note sur la biologie du Fulgora laternaria L. Ann. de la Soc. entomol. de France, Paris 1886. Bull. d. séances, p. C.*
231. **Graetz, L.,** *Die Elektrizität und ihre Anwendungen. Stuttgart 1907, p. 316.*
232. **Grant,** *Notice respecting the structure and mode of growth of the virgularia and Pennatula. Edinb. Phil. Journ., Vol. 7 (1827), p. 330.*
233. **Greef, R.,** *Ueber die rosettenförmigen Leuchtorgane der Tomopteriden und zwei neue Arten von Tomopteris. Zool. Anz., Bd. 5 (1882), p. 384.*
234. **Green,** *London Magaz., Vol. 5 (1832), p. 208.*
235. **Greene, C. W.,** *The phosphorescent organs in the toadfish. Porichthys notatus Girard. Journ. of morph., Vol. 15 (1899), p. 667.*
236. **Grisellini,** *Observations sur la scolopendre marine luisante. Venise 1750.*
237. **v. Grotthuss,** *Ann. de Chim., T. 64 (1807), p. 19.*
238. **Grube,** *Die Insel Lussin und ihre Meeresfauna. Breslau 1864.*
239. **Gründler,** *Von dem Leuchten der Eidechsen-Eyer im Finstern. Naturforscher, St. 3, p. 218.*
240. **Guénau de Montbeillard, Ph.,** *Mém. sur le lampire. Nouv. Mém. de l'Acad. de Dijon, 1782, 2. Sem., p. 80.*

241. **Günther, A.**, *Handb. der Ichthyologie, Wien 1886.*
242. — *Report on the deep-sea fishes collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—76. 22. London 1887.*
243. **Guppy**, *Note on the pearly organs of Scopelus. Ann. and Mag. Nat. Hist., Vol. 9, (1882), p. 203.*
244. **Guyton Morveau**, *Gilberts Ann., Bd. 49 [19] (1815), p. 291.*
245. **Haase, E.**, *Ueber das Leuchten der Myriopoden. Tagebl. 61. Vers. D. Naturf. u. Aerzte, Cöln, 1889, p. 48.*
246. **Hablitzl**, *Pallas Nordische Beitr., Bd. 4, p. 396.*
247. **Hagen, H. A.**, *Notes on the Ephemeridae. Transact. of the entomol. Soc. of London, 1873, p. 399.*
248. **Haggren, Chr.**, *Neue Abhandl. d. Schwed. Akad., Bd. 9 (1777), p. 59, 1788.*
249. **Hancock, J.**, *Note upon the luminosity of Fulgora laternaria L. Transact. entomol. Soc. London, 1834, 1. proceed., p. XXXII.*
250. **Handrick, K.**, *Zur Kenntnis des Nervensystems und der Leuchtorgane von Argyropelecus hemigymnus. Zoologica, Bd. 13 (1901), Heft 32, Stuttgart.*
251. **Hankel, W.**, *Notiz über phosphorisches Leuchten des Fleisches. Poggendorffs Ann. d. Phys. u. Chem., Bd. 115 (1862), p. 69.*
252. **Hansen, H. J.**, *On the crustaceans of the genera Petalidium and Sergestes from the „Challenger", with an account of luminous organs in Sergestes challengeri n. sp. Proc. Zool. Soc. London, Vol. 1 (1903), p. 52.*
253. — *Preliminary report on the Schizopoda collected by H. S. H. Prince Albert of Monaco. Bull. Mus. océanogr. Monaco, 1905, No. 33.*
254. **Hartig, R.**, *Vorl. Mitt. über den Parasitismus von Agaricus melleus und dessen Rhizomorphen. Bot. Ztg., Bd. 31 (1873), p. 295.*
255. — *Wichtige Krankheiten der Waldbäume. Berlin 1874. Bot. Jahr.-ber., 1873, p. 49, 549.*
256. **Hartig, Th.**, *Ueber das Leuchten des weißfaulen Holzes. Bot. Ztg., Bd. 13 (1855), p. 148.*
257. **Hassal**, *Supplem. of Irish Zoophytes. Ann. and Mag. Nat. Hist., 1841, p. 281.*
258. **Haswell, W. A.**, *On the structure and functions of the elytra of the Aphroditean Annelids. Ann. Mag. Nat. Hist. (5), Vol. 10, und Journ. of Roy. Micr. Soc., (2) 1882, p. 779; s. auch Ref. von Behrens, Phosphorescenz und Atmung bei Ringelwürmern. Biol. Ctbl., Bd. 3 (1883/4), p. 505—506.*
259. **Haupt, H.**, *Leuchtende Organismen. Naturwiss. Wochenschr., 1903, p. 65.*
260. **Heinemann, C.**, *Untersuchungen über die Leuchtorgane der bei Vera-Cruz vorkommenden Leuchtkäfer. 1. Mitteil. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 8 (1872), p. 461.*
261. — *Zur Anatomie und Physiologie der Leuchtorgane mexikanischer Cucujos. Ebenda, Bd. 27 (1886), p. 296—382.*
262. — *Aschenanalyse von Leuchtorganen mexikanischer Cucujos. Pflügers Arch., Bd. 7 (1873), p. 365.*
263. **Heinrich, Placidus**, *Die Phosphorescenz der Körper oder die im Dunkeln bemerkbaren Lichtphänomene etc. Nürnberg 1811—1820. III. Abhandlung vom Leuchten vegetabilischer und tierischer Substanzen etc. Nürnberg 1815, p. 313.*
264. **Heller, J. Florian**, *Ueber das Leuchten im Pflanzen- und Tierreiche. Arch. f. physiol. u. pathol. Chem. u. Mikrosk., mit bes. Rücksicht auf med. Diagnost. u. Therapie, N. F., Jahrg. 1853 u. 1854. Wien, Bd. 6, p. 44.*
265. — *Zoophyten und Echinodermen des Adriatischen Meeres. Wien 1868.*
266. **Henkel, J. F.**, *Acta physico-medica. Acad. Nat. Curios., Vol. 4, Norimb. 1737, p. 332.*
267. **Hennings, P.**, *Ueber leuchtende Hutpilze. Hedwigia, Bd. 42 (1903), p. 309—310. Ref. Naturwiss. Wochenschr., 1903/04, p. 570.*
268. — *Ueber leuchtende Hutpilze. Naturwiss. Wochenschr., 1904, p. 570.*
269. **Hensen, V.**, *Studien über das Gehörorgan der Dekapoden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 13, p. 384.*
270. **Herdman, W. A.**, *Phosphorescence phenomenon in the Indian Ocean. Rep. 73. meeting of. Brit. Assoc., 1903. London 1904.*
271. **Hermann, L.**, *Lehrb. d. Physiol., 12. Aufl., Berlin 1900.*
272. **Hermbstädt**, *Bemerkungen über das Leuchten organischer Körper im Leben und nach dem Tode derselben. Magazin (d. Naturf. Freunde) f. d. neuesten Entdeckungen i. d. Naturkde., Bd. 2, 1808, p. 251.*
273. **Hertwig, R.**, *Lehrb. d. Zool., Jena 1895.*
274. **Hoffmann, H.**, *Lehrb. d. Bot., Darmstadt 1857.*
275. — *Mykologische Berichte. Gießen 1870, 1872.*
276. **Hoffmansegg, J. C. v.**, *Ueber das Leuchten von Fulgora. Magaz. d. Ges. d. Naturforsch. Freunde Berlin, Bd. 1 (1807), p. 152.*

277. **Hoyle, William E.**, *The luminous organs of Pterygioteuthis margaritifera, a Mediterranean Cephalopod. Manchester Mem., Vol. 46 (1902), No. 16.*
278. **Hulme, Nathaniel**, *Philos. Transact. Roy. Soc. London, 1800, p. 161, 180—181, 1801, p. 483. Gilberts Ann. d. Phys., Bd. 12, p. 192, 292.*
279. **Humboldt, Al. v.**, *Reisen in die Aequinoctialgegenden des neuen Continents, T. 1 (1814), p. 109.*
280. — *Relat. hist., T. 1, p. 79, 533; T. 3 (1831), p. 564.*
281. — *Ann. d. Phys. u. Chem., Bd. 37 (1836), p. 242.*
282. — *Versuche über die chemische Zerlegung des Luftkreises, p. 200.*
283. — *Ansichten der Natur, Bd. 2, p. 8, 66, Stuttgart u. Tübingen 1849.*
284. **Illig, G.**, *Das Leuchten der Gnathophausien. Zool. Anz., Bd. 28 (1905).*
285. **Illiger, J. C. W.**, *Magazin für Insektenkunde, Braunschweig 1802—1807. Lampyrides, Bd. 4 (1805).*
286. — *Berliner Magazin der Naturf. Freunde, Jahrg. 1, p. 141.*
287. **Ingenhouss**, *Versuche mit Pflanzen, Bd. 2, p. 273.*
288. **Johann, L.**, *Ueber eigentümliche epitheliale Gebilde (Leuchtorgane) bei Spinax niger. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 66 (1899), p. 136—160.*
289. **Johnson**, *Edinburgh philos. Journ., Bd. 6, p. 415; s. Schweiggers Neues Journ. d. Chem. u. Phys., Bd. 1, p. 361.*
290. **Jordan u. Evermann**, *Bull. United States National Museum, Vol. 47 (1896).*
291. **Joseph**, *Beobachtungen über das Leuchten der Johanniskäfer. Ztschr. f. Entom. Breslau, Bd. 8 (1854) p. 1.*
292. **Joubin, L.**, *Note sur l'appareil photogène d'un céphalopode (Histiotheutis Ruppelii). Compt. rend. Soc. biol., 1893, p. 142—146.*
293. — *Recherches sur l'appareil lumineux d'un Céphalopode (Histioteuthis Ruppelii) avec deux suppl. Rennes 1893—94.*
294. — *Cours d'océanographie. Bull. mus. océanogr. Monaco, 1905, No. 45.*
295. **Jourdan, Et.**, *Structure des élytres de quelques Polynoës. Zool. Anz., Bd. 8 (1885), p. 128—134.*
296. — *Structure histologique des téguments et des appendices sensitifs de l'Hermione hystrix et du Polynoë Grubiana. Arch. Zool. expér. (2), T. 5 (1887).*
297. **Issatschenko, B.**, *Quelques expériences avec la lumière bactérienne. Ctbl. f. Bakt., 2. Abt., Bd. 10 (1903), p. 497—499.*
298. — *Zur Erforschung des Bakterienlichtes. Ebenda, Bd. 19 (1907), p. 116—117.*
299. *Kartoffeln, leuchtende. Journ. de Phys., T. 33, p. 225; Voigts Magazin, Bd. 7, p. 74; Edinburgh Philos. Journ., 1824, p. 232.*
300. **Keferstein, W.**, *Ueber die geographische Verbreitung der Prosobranchien. Göttinger Nachrichten, 1864.*
301. **Keller, C.**, *Das Leben des Meeres. Leipzig 1895.*
302. **Kerner von Marilaun**, *Pflanzenleben, Leipzig, Bd. 1 (1888), p. 357.*
303. **Kerville, H. Gadeau de**, *Les insectes phosphorescents. Rouen 1881.*
304. — *Les insectes phosphorescents. Notes complementaires et bibliographie générale (Anatomie, Physiologie et Biologie). Rouen 1887.*
305. — *Die leuchtenden Tiere und Pflanzen. Uebers. von W. Marshall. Leipzig 1893.*
306. **Kiernik, E.**, *Ueber einige bisher unbekannte leuchtende Tiere. Zool. Anz., Bd. 33 (1908).*
307. **Kirby, W.**, *and* **Spence, W.**, *An Introduction to Entomology, or Elements of the natural History of Insects. London, 7. edit., 1860, p. 503. — On luminous insects, 2, p. 421.*
308. **Kircher, Athanasius**, *Ars magna lucis et umbrae, 1646.*
309. **Knab, F.**, *Leuchtende Termitenhügel. Science, Vol. 30 (1909), p. 574. Referat Naturwiss. Wochenschr., 1910, No. 28.*
310. **Knoche, V.**, *Persönl. Mitteil. Jena, August 1909.*
311. **Kölliker, A. v.**, *Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin, 1857, p. 392.*
312. — *Ueber die Leuchtorgane von Lampyriden. Verh. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, Bd. 8 (1858), p. 217.*
313. — *Ueber die Leuchtorgane der amerikanisehen Pyrophorus-Arten. Ebenda, Bd. 9 (1859), Sitz.-ber. p. 28.*
314. — *Pigmentlose Organe von Chauliodus. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 4, p. 366.*
315. **Kortum**, *Voigts neues Magazin, Bd. 7, p. 67, und Berliner Jahrb. d. Pharmacie, Bd. 1, p. 174.*
316. **K . . o . . s**, *Physiologische Phosphorescenz; in v. Fehling u. C. Hell, Neues Handwörterbuch der Chemie, Bd. 5, p. 343, Braunschweig 1886.*
317. **Kotik, Naum**, *Die Emanation der psychophysischen Energie. Eine experimentelle Untersuchung über die unmittelbare Gedankenübertragung im Zusammenhang mit der Frage über die Radioaktivität des Gehirns. Wiesbaden, Bergmann, 1909.*

318. **Krukenberg, F. C. W.**, *Neue Tatsachen für eine vergleichende Physiologie der Phosphorescenzerscheinungen bei Tieren und bei Pflanzen. Vergl. Physiol. Studien, II. Reihe, 4. Abt., Heidelberg 1887, p. 77—142.*
319. **Kuhl**, *Schweiggers Journ., Bd. 34 (1824), p. 364.*
320. **Kutscher, F.**, *Zur Physiologie der Phosphorescenz. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 23 (1897), p. 109.*
321. **Kutschera, F.**, *Die Leuchtorgane von Acholoë astericola. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 92 (1909), p. 75—102.*
322. **Labillardière**, *Voyage, Vol. 1 (1791—1792), p. 63.*
323. **Laboulbène, A., et Robin, Ch.**, *Sur les organes phosphorescents thoraciques et abdominals du Cocuyo de Cuba (Pyrophorus noctilucus L.). Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, T. 77 (1873), p. 511.*
324. — *Observations sur les organes lumineux du Pyrophorus noctilucus. Ann. de la soc. entomol. de France, Paris 1873, p. 529.*
325. **Lacordaire, Th.**, *Histoire naturelle des Insectes coléoptères. Paris, Roret, T. 4 (1857), p. 309.*
326. **Lamarck, J. B.**, *Sur deux nouveaux genres d'Insectes de la Nouvelle-Hollande (Chiroscelis bifenestrata Lam. et Panops Baudini Lam.). Ann. du Mus. d'Hist. nat. Paris, T. 2 (1804), p. 260.*
327. **Lambert**, *Sur quelques causes de production de rayons N. Compt. rend. Soc. de biol., T. 56, I (1904), p. 334.*
328. **Landsborough**, *On the phosphorescence of Zoophytes. Ann. and Mag. Nat. Hist., Vol. 8 (1842), p. 257.*
329. **Lang, A.**, *Lehrb. d. vergl. Anat. d. wirbellosen Tiere. Jena 1900, p. 274.*
330. **Langley, S. P., and Very**, *On the cheapest form of light, from studies at the Allegheny Observatory. Amer. Journ. of Sc., 3th series, Vol. 40 (1890), p. 97.*
331. **Langsdorf**, *Reise, Bd. 2, p. 184.*
332. **Lassar, O.**, *Die Mikrokokken der Phosphorescenz. Pflügers Arch., Bd. 21 (1888), p. 104—108.*
333. **Latreille, P. A.**, *Sur le phosphorescence de la tache ocellée qui existe sur chacune des elytres d'un Bupreste de l'Inde. In Cuvier, Reigne animal. Paris, Deterville, 2. édit., T. 4 (1829), p. 447.*
334. — *Hist. nat. des Insectes, F. 10, p. 262.*
335. **Lanterer, J.**, *Australien und Tasmanien. Freiburg, 1900, p. 212.*
336. **Le Gentil**, *Voyage aux Indes, T. 1 (1761), p. 685.*
337. — *Voyage dans les mens de l'Inde, T. 1 (1779), p. 685.*
338. **Lehmann, K. B.**, *Studien über Bacterium phosphorescens Fischer. Ctbl. f. Bakt., Bd. 5 (1889), p. 785.*
339. — *Ueber die Biologie des Bacterium phosphorescens Fischer. Sitz.-ber. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, 1889, Bd. 1890. p. 42—44.*
340. **Lendenfeld, R. v.**, *Die Leuchtorgane der Fische. Biol. Ctbl., Bd. 7 (1887), p. 609—621.*
341. — *Report on the structure of the phosphorescence organs of fishes. Appendix B zum Challenger-Report, Zool., Bd. 22 (1887). Günther, deap-sea fishes, p. 276.*
342. — *The radiating organs of the deap sea fishes. Mem. of the Mus. of comp. Zool. at Harward Coll., Vol. 20 (1905), No. 2.*
343. **Le Roy**, *Observations sur une lumière produite par l'eau de la mer. Mém. de Math. et Phys., T. 3 (1754), p. 143.*
344. **Lesson**, *Phosphorescence. Dict. des sc. nat. par Levrault, 1826.*
345. **Lesueur**, *Bull. des sciences, Mai 1815.*
346. **Leuckart, R.**, *Ueber mutmaßliche Nebenaugen bei einem Fische. Ber. a. d. Versammi. deutsch. Naturf. zu Gießen, 1864.*
347. **Leydig, Fr.**, *Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 3 (1851), p. 445; (auch im Lehrb. d. Histol., p. 388.)*
348. — *Lehrb. d. vergl. Histologie d. Menschen u. d. Tiere, Frankfurt a. M., 1857, p. 342.*
349. — *Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 12 (1876), p. 221.*
350. — *Ueber die Nebenaugen von Chauliodus Sloanii. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Entw.), 1879, p. 376.*
351. — *Die augenähnlichen Organe der Fische. Bonn 1881.*
352. **Lindemann, C.**, *Anatomische Untersuchungen über die Struktur des Leuchtorganes von Lampyris splendidula. Bull. de la Soc. impér. des Nat. de Moscou, T. 36 (1863), 2me part., p. 437.*
353. **Linné, Elisabeth Christine v.**, *Ueber das Leuchten der indianischen Kresse. Abhandl. d. schwed. Akad. Stockholm, Bd. 24 (1762), p. 291.*
354. **Linné**, *Abhandl. d. schwed. Akad., 1746, p. 62.*

355. **Linné**, *Systema naturae, 6. Ausgabe, 1748.*
356. — *De natura pelagi. Amoenit. academ., T. 5, p. 72.*
357. — *Diss. resp. Adler. De nocti luca marina. Upsala 1752.*
358. **Lo Bianco**, *Notizie biologiche. Mitteil. d. zool. Station Neapel, Bd. 13, 1899.*
359. **Lode, A.**, *Versuche, die optische Lichtintensität bei Leuchtbakterien zu bestimmen. Ctbl. f. Bakt., I. Abt., Orig., Bd. 35 (1904), p. 524—527.*
360. **Luce**, *Déscription d'un insecte phosphorique qu'on rencontre dans une partie du district de Grasse, Département du Var. Nouv. Journ. de Physique, T. 1, p. 300.*
361. **Ludwig, F.**, *Ueber die Phosphorescenz der Pilze und des Holzes. Diss. Göttingen, 1874.*
362. — *Ueber die spektroskopische Untersuchung photogener Pilze. Ztschr. f. wiss. Mikrosk., Bd. 1 (1884), p 181.*
363. — *Die bisherigen Untersuchungen über photogene Bakterien. Ctbl. f. Bakt. u. Parasitenk., Bd. 1 (1887), 2 Bd., p. 403.*
364. — *Ueber die Phosphoreszenz von Gryllotalpa vulgaris. Ref. Bot. Ctbl., Beihefte, 1891, p. 412.*
365. — *Lehrbuch der Kryptogamenkunde. Stuttgart 1892.*
366. — *Micrococcus Pflügeri Ludw., ein neuer photogener Pilz. Hedwigia 1884, p. 33, und Lehrb. d. Kryptogamenkunde, 1892, p. 69.*
367. — *Leuchten unsere Süsswasserperidineen? Bot. Ctbl., Bd. 76 (1898), p. 295—300.*
368. — *Phosphorescierende Tausendfüßler und die Lichtfäule des Holzes. Ctbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 7 (1901), p. 270—274.*
369. **Ludwig, H.**, *Die Echinodermen des Mittelmeeres, Prodromus einer monographischen Bearbeitung derselben. Mitteil. Zool. Station Neapel, Bd. 1 (1879).*
370. — *u.* **Hamann**, *Seesterne, 1899. Bronns Klass. u. Ordn.*
371. — — *Schlangensterne, 1901. Bronns Klass. u. Ordn.*
372. — — *Seeigel, 1904. Bronns Klass. u. Ordn.*
373. **Macaire, J.**, *Mém. sur la phosphorescence des Lampyres. Journ. de Phys. par Ducrotay de Blainville, T. 93 (1821), p. 46; Ann. d. Chimie, T. 17, p. 151.*
374. — *Ueber die Phosphoreszenz der Leuchtkäfer (Bibl. univers. de Genève, 1821). Gilberts Annal., T. 70 [10] (1822), p. 265.*
375. **Macartney, J.**, *Observations on luminous animals. Philos. Transact., 1810, P. 2, No. 15; Proc. Roy. Soc. London, 1810, p. 258, 275.*
376. — *Beobachtungen über leuchtende Tiere; bearb. von Gilbert, mit Anm. von Tilesius. Gilberts Ann. d. Phys., Bd. 61 [1] (1819), p. 1 u. 113.*
377. **Macé**, *Les glandes préanales et la phosphorescence des géophiles. Compt. rend. soc. biol., 1887, p. 37—39.*
378. **Macfadyen, A.**, *Proc. Roy. Soc. London, Vol. 66 (1900), p. 180.*
379. — *Chemical News, Vol. 88 (1903), p. 193.*
380. — *British Association, 1903, Nature, Vol. 68, p. 608.*
381. — *and* **S. Rowland**, *Proc. Roy. Soc. London, Vol. 66 (1900), p. 339 u. 488.*
382. **Mac Intosh, W. C.**, *Phosphorescence of marine animals. Nature, Vol. 32 (1885), p. 476.*
383. — *Photogenic marine animals. Zoologist, Vol. 10, 1906.*
384. **Mac Kenney, R. E. B.**, *Observations on the conditions of light production in luminous bacteria. Proc. Biol. Soc. of Washington, Vol. 15 (1902), p. 213.*
385. **Mangold, E.**, *Ueber das Leuchten der Tiefseefische. Pflügers Arch., Bd. 119 (1907), p. 583—601.*
386. — *Leuchtende Schlangensterne und die Flimmerbewegung bei Ophiopsila. Pflügers Arch., Bd. 118 (1907), p. 613—640.*
387. — *Ueber das Leuchten der Tiefseefische. Autoref. im Biophys. Ctbl., Bd. 3 (1907/08), p. 168.*
388. — *Ueber das Leuchten und Klettern der Schlangensterne. Biol. Ctbl., Bd. 28 (1908), p. 169—176.*
389. — *Sinnesphysiologische Studien an Echinodermen. Ihre Reaktionen auf Licht und Schatten und die negative Geotaxis bei Asterina. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 9 (1909), p. 112.*
390. **Martin**, *Schwed. Abhandl., Bd. 23 (1761), No. 7, p. 224.*
391. **Massari, J.**, *Sur l'irritabilité des Noctiluques. Bull. scientifique de la France et de la Belgique, T. 25 (1893).*
392. **Matteucci**, *Leçons sur les phénomènes physiques des corps vivants, 1847.*
393. **Matzdorff**, *Sitz.-ber. d. Ges. naturf. Freunde, 1893, p. 19—23.*
394. **Mayer, J.**, *Beobachtungen über das Leuchten des adriatischen Meeres. Schriften d. Böhm. Ges. d. Wiss., 1785, Abt. 2, p. 3.*
395. **Meldola**, *Proc. Entomol. Soc., 1880, p. III.*

396. ***Merian***, *Maria Sibylla. Metamorphosis insectorum Surinamensium. Amsterdam 1705 (Haye 1726), p. 49.*
397. ***Meyen, J. F.***, *Ueber das Leuchten des Meeres und Beschreibung einiger Polypen und anderer niederer Tiere. Nov. act. Acad. Caes. Leop. Car. nat. cur. Bd. 16, Suppl. (1834), p. 125—218.*
398. ***Meyer, Ed.***, *Emission de rayons N par les végétaux. Compt. rend. de la soc. de biol., Bd. 56 I (1904), p. 72, 278.*
399. **— J.**, *Action des anesthésiques sur les sources de rayons N_1. Compt. rend. de l'Acad. de Sc. Paris, T. 138 (1904), p. 1335.*
400. **— W. Th.**, *Ueber das Leuchtorgan der Sepiolini. Zool. Anz., Bd. 30 (1906), p. 388—392.*
401. — *Ueber das Leuchtorgan der Sepiolini. II. Das Leuchtorgan von Heteroteuthis. Zool. Anz., Bd. 32 (1908), p. 505—508.*
402. ***Michaelis***, *Ueber das Leuchten der Ostsee. Hamburg 1830.*
403. ***Milne-Edwards***, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée, T. 8 (1863), p. 93.*
404. ***Mitchill***, *New York Medic. Repository, Vol. 5, p. 4, 375.*
405. ***Molisch, H.***, *Ueber Heliotropismus im Bakterienlichte. Sitz.-ber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Bd. 111, Abt. 1, 1902.*
406. — *Bakterienlicht und photographische Platte. Sitz.-ber. K. Akad. zu Wien, Bd. 112, Abt. 1 (1903), p. 297.*
407. — *Ueber das Leuchten des Fleisches, insbesondere toter Schlachttiere. Bot. Ztg., 1903.*
408. — *Die Leuchtbakterien im Hafen von Triest. Sitz.-ber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., 1904.*
409. — *Ueber Kohlensäureassimilationsversuche mittels der Leuchtbakterienmethode. Bot. Ztg., Bd. 62 (1904), Abt. 1, p. 1—10.*
410. — *Leuchtende Pflanzen. Eine physiologische Studie. Jena 1904.*
411. — *Ueber das Leuchten von Hühnereiern und Kartoffeln. Sitz.-ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Bd. 114, Abt. 1 (1905), p. 3—14.*
412. — *Photogene Bakterien. Handb. d. Techn. Mykologie, Bd. 1 (1907), p. 623—640.*
413. — *Ueber einige angeblich leuchtende Pilze. Wiesner Festschr., Wien 1908, p. 19—23.*
414. ***Monaco, Fürst Albert von***, *Ref. üb. Vortrag über den Fortschritt der Ozeanographie. Der Tag, 13. Nov. 1907, No. 578.*
415. *Ref. Tägl. Rundschau, 12. April 1908, No. 175.*
416. ***Moore, B.***, *Observations on certain marine organisms of a) variations in reaction to light and b) a diurnal periodicity of phosphorescence. Bio-Chemical. Jour., Vol. 4 (1908), p. 1—29.*
417. ***Moray***, *Philos. Transact. 1667, p. 469.*
418. ***Mornay***, *Philos. Transact., 1816, p. 279, s. Gilberts Annal. Bd. 56, N. F. 26, p. 367.*
419. — *Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 17, p. 21.*
420. ***Moufflet, A.***, *Note sur la phosphorescence du Fulgora laternaria L. Ann. de la Soc. entomol. de France, Paris 1865, bull. des séances, p. LXII.*
421. ***Müller, G. W.***, *Neue Cypridiniden. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 5 (1890/91), p. 211—252.*
422. — *Ostrakoden. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel, Monogr. 21 (1894).*
423. **— J.**, *Handb. d. Physiol. d. Menschen, Bd. 1, Coblenz 1835, p. 87.*
424. **— Ph. W. J.**, *Beiträge zur Naturgeschichte des halbdeckigen Leuchtkäfers, Lampyris hemiptera Fabr. [Phosphaenus hemipterus]. Illigers Magazin f. Insektenkunde, Bd. 4 (1805), p. 175.*
425. ***Munk, J.***, *Phosphorescenz, in Eulenburgs Realencyklopädie der gesamten Heilkunde. Berlin-Wien, Bd. 19 (1898), p. 47.*
426. ***Muraoka, H.***, *Das Johanniskäferlicht. Wiedemanns Ann. d. Physik, N. F. Bd. 59 (1896), p. 773—781.*
427. — *Das Johanniskäferlicht. Journ. of the Coll. of science Univ. Japan, Vol. 9 (1897), p. 129.*
428. ***Murnay***, *s. Mornay.*
429. ***Murray***, *Exper. researches, Glasgow 1826, p. 9, 71.*
430. **— John**, *Fror. Not., Vol. 16 (1827), p. 122.*
431. ***Murray, J.***, *and* ***Thomson, Wyville***, *Narrative of the Cruise of the Challenger. Vol. 1 (1885), p. 743.*
432. ***Mutzius, G.***, *Nächtliches Leben der Tiere. Naturwiss. Wochenschr., 1906, p. 593.*
433. ***Nadson, G.***, *Bull. du jardin Impér. botan. de St. Pétersbourg, T. 3 (1903), p. 110.*
434. ***Nees v. Esenbeck, Nöggerath und Bischof***, *Die unterirdischen Rhizomorphen, ein leuchtender Lebensprozeß. Nov. Act. Physico-med. Acad. C. Leop. Carol., Vol. 11, p. 605.*

435. **Neupauer, v.**, *Photoaktivität der Gewebe als Faktor der biologischen Strahlenwirkung. Bemerkung zur Arbeit von R. Werner. Münch. med. Wochenschr., Jahrg. 53, 1906 I, p. 365.*
436. **Newman**, *Transact. entomol. Soc. London, 1864, Proc., p. XIV.*
437. **Newport**, *On the natural Hist. of Glowworm. Proc. of the Linnean Soc., 1857, p. 49.*
438. **Nöggerath** *und* **Bischof**, *s. Nees v. Esenbeck.*
439. **Noll, F.**, *Beobachtungen im Seewasser-Zimmeraquarium. Zool. Anz., 1879, p. 402 u. 455.*
440. **Nollet**, *Observations sur des insectes lumineux des lagunes de Venise. Mém. de l'Acad. de Paris, 1750, p. 57.*
441. — *Observations sur la mouche luisante d'Italie (Lucciola). Ebenda, 1750, p. 57.*
442. **Nuesch, J.**, *Ueber das leuchtende Fleisch gestorbener Tiere. Kosmos, Bd. 4, und Gaea, Bd. 13 (1877).*
443. **Oken**, *Schweiggers Journ., Bd. 12 (1815), p. 353.*
444. **Osten-Sacken, Charles Robert v.**, *Luminous Diptera. The Entomol. monthl. Magaz. London, Vol. 15 (1878), p. 43.*
445. **Oviedo**, *Hist. de las Indias, I, p. 14, c. 8.*
446. **Owsiannikow, Ph.**, *Ueber das Leuchten der Larven von Lampyris noctiluca. Bull. acad. imp. sc. St. Pétersbourg, T. 7 (1864), p. 55.*
447. **Pagenstecher, A.**, *Allg. Zool., Bd. 4, Berlin 1881.*
448. **Panceri, P.**, *Gli organi luminosi e la luce delle pennatule. Atti della R. Accad. d. sc. fis. e mat., Vol. 5 (1871), No. 10.*
449. — *Intorno alla sede del movimento luminoso nelle meduse. Rendic. Accad. Sc. fis. mat. Napoli, Agosto 1871.*
450. — *Intorno a due pennatularii l'uno nuovo per le acque di Napoli, l'altro non per anco trovato nel Mediterraneo. Ebenda, 1871.*
451. — *Intorno ad un caso di sudore luminoso. Ebenda, 1871.*
452. — *Intorno alla luca che emana delle cellule nervosi della Phyllirrhoë bucephala. Atti delle R. Accad. d. sc. fis. e mat. Napoli, Vol. 5 (1872), No. 14.*
453. — *Gli organi luminosi e la luce dei pirosomi e delle foladi. Ebenda, Vol. 5 (1872), No. 13.*
454. — *Intorno alla natura della sostanza che rende fosforescenti gli animali morti. Ann. di chim. applic. alla med., 1872.*
455. — *Due casi di fosfuria. Rendic. Acc. Sc. fis. mat. Napoli, 1872.*
456. — *Etudes sur la phosphorescence des animaux marins. Ann. d. sc. nat., 5. sér., Zool., T. 16 (1872).*
457. — *La luce e gli organi luminosi dei Beroidei. Atti R. Accad. Sc. fis. e mat. Napoli, Vol. 5 (1872).*
458. — *Intorno alla luce che emana dei nervi delle elitre delle Polynoe. Rendic. Accad. Sc. fis. mat. Napoli. Sett., 1874.*
459. — *La luce e gli organi luminosi di alcuni annelidi. Atti della R. Accad. d. Sc. fis. e mat., Vol. 7 (1875), No. 1.*
460. — *Intorno alla sede del movimento luminoso nelle Campanularie. Ebenda, Vol. 7 (1876), No. 9.*
461. — *Luminous Campanulariae. Nature, Vol. 16 (1877), p. 30.*
462. **Papin**, *Traité de la lumière de la mer, 1647.*
463. **Pasteur**, *Sur la lumière phosphorescente des Cucujos. Compt. rend. Acad. d. Sc., T. 2 (1864), p. 509.*
464. **Pelletier**, *Journ. de Pharm., T. 7, p. 579.*
465. **Peragallo, Al.**, *Note pour servir à l'histoire des Lucioles. Ann. de la Soc. entomol. de France, Paris 1862, p. 620.*
466. — *Seconde Note pour servir à l'histoire des Lucioles. Ebenda, Paris 1863, p. 661.*
467. **Péron**, *Ann. du Mus. d'hist. nat., T. 4, p. 441.*
468. — *Ebenda, T. 5, p. 133.*
469. — *Voyages aux terres australes, T. 1, p. 41, 121.*
470. **Peters, A. W.**, *Phosphorescence in Ctenophores. Journ. of exper. Zool., Vol. 2 (1905), p. 103.*
471. — *Ueber das Leuchten der Lampyris italica. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol. u. vergl. Anat., 1841, p. 229.*
472. **Pfaff, C. H.**, *Ueber das Kieler Seebad. Kiel 1823.*
473. — *Ueber das sogenannte färbende Wesen des Ostseewassers etc. Schweiggers Journ. f. Phys., Bd. 52 (1828), p. 317.*
474. **Pfeffer, W.**, *Pflanzenphysiologie, Bd. 2. Leipzig 1904, p. 851.*
475. **Pflüger, E.**, *Beiträge zur Lehre von der Respiration. I. Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. § 5. Die Phosphorescenz der leben-*

digen Organismen und ihre Bedeutung für die Prinzipien der Respiration. Pflügers Arch., Bd. 10 (1875), p. 275—300.
476. **Pflüger, E.,** *Ueber die Phosphorescenz verwesender Organismen. Ebenda, Bd. 11 (1875), p. 222—263.*
477. **Pfuhl,** *Die Allmacht des Lichtes. Naturwiss. Wochenschr., 1904, 433.*
478. **Phipson, M. T. L.,** *Sur la matière phosphorescente de la raie. Compt. rend. Acad. d. Sc., T. 51 (1860), p. 541.*
479. — *Sur la noctilucine. Ebenda, T. 75 (1872), p. 547.*
480. **Pigott, Digby,** *Ref. in: Der Stein der Weisen, Bd. 21 (1908), p. 95.*
481. **Plate, L.,** *Pyrodinium bahamense n. g. n. sp., die Leuchtperidinee des „Feuersees“ von Nassau, Bahamas. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 7 (1906), p. 411—427.*
482. **Plinius,** *Hist. mundi. De dactylorum miraculis. L. 9, p. 87. Cicindelae s. Lampyrides. L. 2, p. 26, 28.*
483. — *De luce dactylorum. Comment. Acad. Bonon., T. 2 (1745), Part. 1, p. 248.*
484. **Podzena,** *Drudes Ann. d. Phys., 1905.*
485. **Prevost,** *Bibliothèque britannique sc. et arts, T. 45 (1810), p. 196.*
486. **Prowazek, S. v.,** *Einführung in die Physiologie der Einzelligen. Leipzig, B. G. Teubner, 1910.*
487. **Pryer, W. B.,** *Tropical Notes. The Entomol. monthl. Magaz. London, Vol. 17 (1880), p. 241.*
488. **Pütter, A.,** *Leuchtende Organismen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905).*
489. **Quatrefages, A. de,** *Note sur un nouveau mode de phosphorescence observé chez quelques Annelides et ophiures. Ann. d. Sc. nat., 2. sér., Zool., T. 19 (1843), p. 183.*
490. — *Mémoire sur la phosphorescence de quelques invertébrés marins. Ebenda, 3. sér., Zool., T. 14 (1850), p. 236.*
491. — *Observations sur les noctiluques. Ebenda, T. 14 (1850), p. 226—235.*
492. — *The phosphorescence of the sea. Popular Sc. Rev., Vol. 1 (1862), p. 275—298.*
493. **Quoy und Gaimard,** *Observations sur quelques mollusques et zoophytes envisagés comme causes de la phosphorescence de la mer. Ann. des Sc. nat., T. 4 (1825), p. 1.*
494. **Radziszewski, B.,** *Ueber die Phosphorescenz der organischen und organisierten Körper. Liebigs Ann., Bd. 203 (1880), p. 305—336.*
495. — *Ber. d. chem. Ges., Bd. 10, p. 70, 321, 493.*
496. — *Zur Theorie der Phosphorescenzerscheinungen. Ebenda, 1883, p. 597—601.*
497. **Rapp,** *Untersuchungen über den Bau einiger Polypen des Mittelländischen Meeres. Nova Acta Nat. Cur., Bd. 14 (1829).*
498. **Rawitz, B.,** *Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 24, N. F. Bd. 17 (1890), p. 549.*
499. **Ray-Lancester,** *Journ. of Anat. and Physiol. by Humphrey and Turner, 1867.*
500. **Réaumur,** *Des merveilles des dails, ou de la lumière qu'ils répandent. Mém. de l'acad. de Paris, 1723, p. 198, 204, 287.*
501. **Reichensperger, A.,** *Ueber Leuchten von Schlangensternen. Biol. Ctbl., Bd. 28 (1908), p. 166.*
502. — *Zur Kenntnis des Genus Ophiopsila Forb. Ztschr. wiss. Zool., Bd. 89 (1908), p. 173—192.*
503. — *Die Drüsengebilde der Ophiuren. Ebenda, Bd. 91 (1908), p. 304—350.*
504. **Reinelt, J.,** *Beitrag zur Kenntnis einiger Leuchtbakterien. Ctbl. f. Bakt., 2. Abt., Bd. 15 (1906), p. 289.*
505. **Reinhardt, J.,** *Tvende Jagttagelser af phosphorisk Lysning hos en Fisk og en Insektlarve. Videnskabelige Meddelelser fra den naturhist. Forening i Kjöbenhavn, 1854.*
506. **Reinke, J.,** *Ueber das Leuchten von Ceratium tripos. Wiss. Meeresunters., herausgeg. v. d. Kommiss. z. wiss. Unters. d. deutsch. Meeres in Kiel u. d. Biol. Station auf Helgoland, N. F. Bd. 3 (1898), Abt. Kiel, p. 37.*
507. **Reitz, A.,** *Leuchtbakterien. Mikrokosmos, Bd. 3 (1909/10), Heft 1.*
508. **Ricchardi,** *Monografia della Famiglia dei Pennatularii. Arch. p. la zool. l'Anat. e la Fisiol., 2. Ser., Vol. 1.*
509. **Richard, J.,** *Un mot sur la phosphorescence des myriapodes. Ann. de la soc. entomol. de Belgique, T. 29 (1885), p. 17.*
510. **Riche,** *Rapport de la soc. philomath., T. 2 (1791), p. 188.*
511. **Richter, O.,** *Chlorophyllbildung im Bakterienlichte. Sitz.-ber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Bd. 115, 1 (1906) p. 298.*
512. **Rigaud,** *Observations sur les lumières scintillantes qui paroissent de tems en tems dans l'eau de la mer, produites par des insectes et sur l'effet de l'acide nitreux sur ces insectes. Mém. de l'Acad. de Paris, 1765, Hist. p. 26.*
513. **Risso,** *Ichthyologie de Nice, 1810.*
514. — *Mem. della R. Accad. d. Torino, 1820.*

515. **Riville**, *s. Godcheu de R., Mém. étrang. de l'Acad. d. sc., T. 3, p. 269.*
516. **Rolander**, *s. F. Boie (Okens Isis, Bd. 20, H. 8, 9, p. 726).*
517. **Rosenbach**, *Physikal. Ztschr., Bd. 6 (1905), p. 270.*
518. **Rumph**, *Misc. Nat. Cur., 1680, p. 57.*
519. **Sachs, J.**, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Leipzig 1887.*
520. **Sander, H.**, *Irrlichler. Naturwiss. Wochenschr.*
521. **Sars, G. O.**, *On the remarkable forms of animal life from the great deeps of the Norvegian coast. II. Researches on the structure and affinity of the genus Brisinga. Abhandl. d. Univers. in Christiania 1875.*
522. — *Report on the Schizopoda. The Voyage of H. M. S. Challenger, Vol. 13 (1885), p. 70.*
523. **Saussure**, *Recherches chim. sur la végétation, p. 129.*
524. **Scherer und Osiander**, *Scherers Journ. d. Chemie, 1799, p. 589.*
525. **Schläpfer, V.**, *Die Photoaktivität des Blutes. Berlin. klin. Woch., Jahrg. 42 (1905), p. 1185—1186.*
526. — *Photoaktive Eigenschaften des Kaninchenblutes. Pflügers Arch., Bd. 108 (1905), p. 557—562.*
527. — *Beiträge zur Frage der oxydativen Leistungen der tierischen Zelle und deren allgemeine biologische Bedeutung. Pflügers Arch., Bd. 114 (1906), p. 301—385.*
528. — *Die biologische Bedeutung der Photoaktivität des Blutes und ihre Beziehung zur vitalen Licht- und Wärmewirkung. Münch. med. Woch., Jahrg. 53 (1906) II., p. 2143.*
529. **Schleiermacher, A.**, *Ueber blitzende Blüten. Verhandl. d. Naturwiss. Ver. Karlsruhe, Bd. 20 (1908).*
530. **Schmid, C. A.**, *Versuche über die Insekten. Gotha 1803, Bd. 1, p. 233, 245.*
531. **Schmidt, A.**, *Ueber leuchtende Insekten. Mitteil. d. Ver. d. Naturfr. Reichenberg (Böhmen), Bd. 16 (1885), p. 15.*
532. — **Peter**, *Ueber das Leuchten der Zuckmücken (Chironomidae). Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol., Bd. 8 (1895), p. 58.*
533. **Schmitz, J.**, *Ueber den Bau, das Wachstum und einige besondere Lebenserscheinungen der Rhizomorpha fragilis Roth. Linnaea, 1843, p. 487.*
534. **Schnauss**, *Bericht über meine Versuche, die chemische Wirkung des Lichtes von Lampyris nachzuweisen. N. Acta Acad. C. L., Bd. 30 (1862), p. 114.*
535. **Schnetzler, J. B.**, *De la production de la lumière chez les Lampyres. Arch. des Sc. Phys. et nat. de nat. de Genève, Vol. 30 (1855), p. 223.*
536. **Schultze, C. A. S.**, *Syst. Lehrb. d. vergl. Anat., Abt. 1 (1828), p. 181.*
537. — **M.**, *Ueber den Bau der Leuchtorgane der Männchen von Lampyris splendidula. Sitzber. d. niederrhein. Ges. f. Natur u. Heilkunde, Bonn 1864, p. 61 (Verhandl. d. naturhist. Vereins d. preuß. Rheinlande und Westfalens, 21. Jahrg.).*
538. — *Zur Kenntnis der Leuchtorgane von Lampyris splendidula. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 1 (1865), p. 124—137.*
539. — *Beobachtungen an Noctiluca. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 2 (1886), p. 163.*
540. — *u.* **M. Rudneff**, *Weitere Mitteilungen über die Einwirkung der Ueberosmiumsäure auf tierische Gewebe. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 1 (1865), p. 299.*
541. **Schurig, W.**, *Biologische Experimente, nebst einem Anhang Mikroskopische Technik. Leipzig 1909, p. 131.*
542. **Schwarz, G.**, *Sitz.-ber. d. Ges. d. Aerzte in Wien. Wiener klin. Wochenschr., Bd. 16 (1903).*
543. **Secchi, P.**, *Nouvelles observations sur les lumières phosphorescentes animales. Ann. d. sc. Nat., 5. Sér., Zool., Vol. 16 (1872).*
544. **Seeliger, O.**, *Pyrosomen. Ergeb. d. Plankton-Expedition, Bd. 2, E. b. 1895.*
545. **Semper, K.**, *Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Leipzig 1880.*
546. **Senebier**, *Physiologie végétale, T. 2, p. 21.*
547. **Shaw**, *Reise nach Algier u. d. Barbarey.*
548. **Sheppard**, *Kirby and Spence. Introduction to Entomology, Vol. 2, Lett. 25.*
549. **Silberschlag**, *Sendschreiben über das im Jahre 1720 beobachtete Nordlicht. Berlin 1770.*
550. **Simroth**, *Mollusca. Bronns Klassen u. Ordnungen d. Tierreichs.*
551. **Sloane**, *A voyage to Jamaica. London, Vol. 2 (1907), p. 206.*
552. **Smith, J.** *(Sur la phosphorescence du Fulgora candelaria L.) Transact. of the entomol. Soc. London, 1864, Proc., p. XIII.*
553. **Sokolow, Iwan**, *Zur Frage über das Leuchten und die Drüsengebilde der Ophiuren. Biol. Ctbl., Bd. 29 (1909), p. 637.*
554. **Solger, B.**, *Zur Kenntnis der Verbreitung von Leuchtorganen bei Fischen. Arch. mikrosk. Anat., Bd. 19 (1881), p. 147.*
555. **Spallanzani, L.**, *Viaggi alle due Sicilie. Pavia 1793, Vol. 4, cap. 27. (Meduse*

fosforiche osservate nello stretto di Messina.) Reisen in beide Sicilien aus dem Italien, Leipzig 1796, auch in Tilesius' Jahrb. d. Naturgesch., Leipzig 1802, p. 128.

556. **Spallanzani, L.**, *Chimico esame degli esperimenti del Sig. Gottling a Iena. Modena 1796, p. 119.*
557. — *Memorie de Mat. e Fis. della Soc. Ital., Vol. 2, p. 603.*
558. — *Memorie sopra le meduse fosforiche. Mem. della Soc. Ital., Vol. 7, p. 271.*
559. **Spinola, M.**, *Essai sur les Fulgorelles, sous-tribes des Cicadaires. Ann. d. la Soc. entomol. de France, Paris 1839.*
560. **Spix, J. B. von, und Martius, C. F. P. von**, *Reise in Brasilien, 1817—1820, München, Lentner, 1828. Travels in Brasil in the years 1817—1820. London, Longman, 1824.*
561. **Steche, O.**, *Ueber leuchtende Oberflächenfische aus dem malayischen Archipel. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges., Bd. 17 (1907), p. 85—92.*
562. — *Beobachtungen über das Leuchten tropischer Lampyriden. Zool. Anz., Bd. 32 (1908), p. 710.*
563. — *Ueber die Leuchtorgane von Anomalops katoptron und Photoblepharon palpebratus, zwei Oberflächenfischen aus dem Malayischen Archipel. Ein Beitrag zur Morph. u. Physiol. der Leuchtorgane der Fische. Habil.-Schrift Leipzig. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 93 (1909), 349—408.*
564. **Stedman, J. G.**, *Einige Bemerkungen über guianische Insekten; in Illiger (s. diesen.).*
565. **Stein, F. v.**, *Ueber einen neuen, das Leuchten der Ostsee bedingenden lebenden Körper. Poggendorffs Ann. d. Phys. u. Chem., Bd. 33 (1831).*
566. — *Der Organismus der Infusionstiere. III. Abt., 2. Hälfte, Leipzig 1883, p. 16.*
567. **Steinach, E.**, *Die Summation einzeln unwirksamer Reize als allgemeine Lebenserscheinung. Pflügers Arch., Bd. 125 (1908), p. 284.*
568. **Sterzinger, J.**, *Ueber das Leuchtvermögen von Amphiura squamata Sars. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 88 (1907), p. 358.*
569. **Steuer, A.**, *Planktonkunde. Leipzig B. G. Teubner, 1910.*
570. **Strasburger, E.**, *Lehrbuch der Botanik. Jena 1904.*
571. **Sturm**, *Deutschlands Fauna, Abt. 3, Heft 2.*
572. **Suchsland, E.**, *Physikalische Studien über Leuchtbakterien. Festschr. d. 200-jähr. Jubelfeier der Franckeschen Stiftungen. Halle 1898, p. 87.*
573. **Swammerdam, Joh.**, *Biblia Naturae. Leyden 1737 u. 1738, Bd. 1, p. 283. Uebers. Leipzig 1752, p. 119.*
574. **Szilard, B.**, *Strahlungserscheinungen des menschlichen Organismus. Pótf. Termt. Közl., Budapest, Bd. 38 (1906), p. 118—123.*
575. **Szüts**, *Trommsdorffs Journ. der Pharmacie, Bd. 8, P. 2, p. 54.*
576. **Tarchanoff, J.**, *Lumière des bacilles phosphorescents de la mer Baltique. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, T. 133, 1 (1901), p. 246—249.*
577. — *Biologisch-chemische Untersuchungen der phosphorescierenden Bakterien. (Russ.) Journ. med. chim. St. Pétersbourg, Bd. 25—26 (1902), p. 56—74.*
578. **Targioni-Tozzeti, Ad.**, *Mem. d. Soc. della Sc. nat. Milano, 1865.*
579. — *Sull' organo che fa lume nelle luciole volanti d'Italia (Luciola italica). Bull. della Soc. entom. Ital., Vol. 2 (1870).*
580. **Templar**, *Some observations concerning glow-worms. Philos. Transact., Vol. 6 (1671), No. 72, p. 2177, No. 78, p. 3035.*
581. **Thompson**, *Zoolog. Researches 1829. Bull. des Sc. nat., T. 20 (1830), p. 312.*
582. **Thomson, Wyville**, *Depths of the sea, p. 149 und Proc. Roy. Soc., 1870, No. 121, p. 432.*
583. — *Preliminary Report of the ..... Porcupine. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 18 (1870), p. 432.*
584. — *and* **Murray, J.**, *Report of the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger. Narrative Zool., Vol. 1 (2) (1885).*
585. **Thulis** et **Bernard**, *Observations sur les crevettes de rivière phosphoriques. Rozier Journ. de Phys., T. 28 (1786) p. 67.*
586. **Tiedemann, Fr.**, *Von der Lichtentwicklung der organischen Körper. In: Physiologie des Menschen, Bd. 1, Darmstadt 1830, p. 480—510.*
587. **Tigerstedt, R.**, *Lehrb. d. Physiol., 1907.*
588. **Tilesius**, *Atlas zu Krusensterns Reise um die Welt, ausgeführt in den Jahren 1803 bis 1806, T. 21.*
589. — *Ueber das nächtliche Leuchten des Meerwassers. Ann. d. Wetterauer Ges., Bd. 3 (1814), p. 567.*
590. — *Petersburger Akad. d. Wiss., 1815.*

591. **Tilesius**, *Resultate seiner, während der drei Jahre der Krusensternschen Entdeckungsreise angestellten Untersuchungen über das Leuchten des Meeres. Gilberts Ann. d. Phys., Bd. 61 (1819), p. 36.*
592. — *Von den leuchtenden Meerinsekten, welche das funkelnde Leuchten des Meeres bewirken. Bearb. von Gilbert. Ebenda, Bd. 61 (1819), p. 161.*
593. — *u.* **Gilbert**, *Berichtigungen und Zusätze zu den beiden Aufsätzen der HH. Macartney und Tilesius. Ebenda, Bd. 61 (1819), p. 142.*
594. **Todd, T. J.**, *An inquiry into the nature of the luminous power of some of the Lampyrides. Quart. Journ. of Sc. and Arts, Vol. 17 (1824) p. 269.*
595. — *An inquiry respecting the nature of the luminous power of some of the Lampyrides, viz. Lampyris splendidula, italica and noctiluca. Ebenda, Vol. 21 (1826), No. 42, p. 241.*
596. **Tollhausen, P.**, *Untersuchungen über Bacterium phosphorescens Fischer. Diss. Würzburg, 1889.*
597. **Tommasina, Th.**, *Konstatierung einer den lebenden Wesen, Pflanzen und Tieren eigentümlichen Radioaktivität. Compt. rend. Acad. d. Sc., Bd. 139, p. 730.*
598. **Treviranus, G. H.**, *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur. Göttingen, Bd. 5 (1818).*
599. — *Ueber das Leuchten der Lampyris splendidula. Vermischte Schriften, Bd. 1, p. 87.*
600. **Trojan, E.**, *Neuere Arbeiten über die Leuchtorgane der Fische. Zool. Ctbl., Bd. 13 (1906), p. 273—284.*
601. — *Zur Lichtentwicklung in den Photosphärien der Euphausien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70 (1907), p. 177—188.*
602. — *Das Leuchten der Schlangensterne. Biol. Ctbl., Bd. 28 (1908), p. 343—352.*
603. — *Leuchtende Ophiopsilen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 73 (1909), p. 883.*
604. **Tuckey**, *Rélation d'une expédition au Zaire. Paris 1818.*
605. — *und* **Tilesius**, *Leuchten des Meeres. Mit Bemerk. von Tilesius. Gilberts Annalen der Physik, Bd. 61 (1819), p. 317.*
606. **Tulasne, L. R.**, *Sur la phosphorescence spontanée de l'Agaricus olearius DC., du Rhizomorpha subterranea Pers. et de feuilles mortes du chène. Annal. de scienc., 3. sér., Bot., T. 9 (1848), p. 338, 353.*
607. **Ussow, M.**, *Ueber den Bau der sogenannten augenähnlichen Flecken einiger Knochenfische. Bull. Soc. Impér. des Natur. de Moscou, T. 54 (1879), p. 79.*
608. **Vallentin** *und* **Cunningham**, *The Photospheria of Nyctiphanes Norvegica. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. 28 (1888), p. 319.*
609. **Vanhöffen, E.**, *Das Leuchten von Metridia longa Lubb. Zool. Anz., Bd. 18 (1895), p. 304.*
610. — *Die Fauna und Flora Grönlands. Drygalskis Grönland-Expedition, 2. Berlin 1897.*
611. — *Biologische Beobachtungen von der Deutschen Südpolar-Expedition. Veröffentl. d. Inst. f. Meereskunde u. d. Geogr. Inst. Berlin, 1902.*
612. **Verany**, *Céphalopodes de la Méditerranée, 1851, p. 116.*
613. **Verhaeghe**, *La phôsphorescence de la mer sur la côte d'Ostende. 6. éd., 1864.*
614. **Verhoeff, C.**, *Zur Biologie von Phosphaenus hemipterus und Verwandten. Verh. Naturhist. Ver. d. preuß. Rheinlande, Bonn, Bd. 51 (1894), p. 208.*
615 **Verworn, M.**, *Ein automatisches Zentrum für die Lichtproduktion bei Luciola italica. Ctbl. f. Physiol., Bd. 6 (1892), p. 69.*
616. — *Allgemeine Physiologie. Jena 1903.*
617. **Vianelli**, *Nuove scoporte intorno le luci notturne dell' acqua marina. Venezia 1749.*
618. **Viviani, D.**, *Phosphorescencia maris quattuordecim lucescentium animalculorum novis speciebus illustrata. Genua 1805.*
619. **Volta**, *Meteorologische Briefe, Bd. 1 (1799), p. 24.*
620. **Volz**, *Zur Kenntnis des Auges von Periophthalmus und Boleophthalmus. Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. 22 (1905).*
621. **Vordermann**, *Twee lichtgevende Visschen van Banda. Natuurk. Tijdschr. v. Nederl. Indië, Bd. 59 (1900).*
622. **Waesstroem**, *Vetenskaps Academ. Nya Handling., 1798, p. 241.*
623. **Waller**, *Observations on the Cicindela volans, or flying glow-worm. Philos. Transact., Vol. 15 (1684), No. 167, p. 841.*
624. **Walther, J.**, *Bionomie des Meeres. 1. Bd. der Einleitung in die Geologie. Jena 1893/94.*
625. **Watanabe, H.**, *The phosphorescence of Cypridina hilgendorfi. Annot. zool. japon., Vol. 1 (1897).*
626. **Watasé, S.**, *Physical basis of animal phosphorescence. Biol. Lect. Marine Biol. Lab. Woods Hole, 1895.*

627. **Watasé, S.**, *Protoplasmic contractility and phosphorescence. Biolog. Lectures delivered at the Marine Biol. Laboratory, 1898. Boston 1899.*
628. **Weber**, *Siboga-Expeditie. Introduction et description de l'expédition. Leyden 1902, p. 108—110.*
629. — **van Bosse, A.**, *Ein Jahr an Bord I. M. S. Siboga. Deutsche Ausg. Leipzig 1905.*
630. **Weitlaner, F.**, *Tagebuchnotizen eines Schiffsarztes über das Meeresleuchten. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 52 (1902).*
631. **Weleminsky, F.**, *Die Ursachen des Leuchtens bei Choleravibrionen. Prager med. Wochenschr., Bd. 20 (1895), p. 263.*
632. **Werner, R.**, *Erworbene Photoaktivität der Gewebe als Faktor der biologischen Strahlenwirkung und ihrer Imitation. Münch. med. Wochenschr., 1906, I, 53, p. 11—14.*
633. — *Erwiderung. Münch. med. Wochenschr., Jahrg. 53, 1906 I, p. 365.*
634. — *und* **A. v. Lichtenberg**, *Experimentelle Untersuchungen über die Strahlung des Gewebes und deren biologische Bedeutung. Beitr. z. klin. Chir., Bd. 52. (1907), p. 162—181.*
635. **Wesmael, C.**, *Note sur la Fulgore Lanterne. Bull. de l'Acad. d. Sc. d. Lettr. et des Beaux Arts de Belgique, Bruxelles, T. 4 (1838), p. 136.*
636. **Westwood, J. O.**, *On the family Fulgoridae. Transact. of the Linn. Soc. London, Vol. 18 (1839), p. 133 (1837, 1841).*
637. **Wied-Neuwied, M. von**, *Reise nach Brasilien, Bd. 2 (1820), p. 111.*
638. **Wielowiejski, Heinrich Ritter v.**, *Studien über die Lampyriden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 37. Diss. Leipzig, 1882.*
639. — *Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane der Insekten. Zool. Anz., Bd. 12 (1889), p. 594—600.*
640. **Wiesner, J.**, *Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 5. Aufl. Wien 1906.*
641. **Willemoes-Suhm, R. v.**, *Von der Challenger-Expedition. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 26 (1875).*
642. **Wolff, M.**, *Das Licht in der Tiefe des Weltmeeres. Naturwiss. Wochenschr., 1907, p. 355.*
643. **Woltereck, R.**, *Mitteilungen über Hyperiden der Valdivia, Gauss und der schwed. Südpolarexpedition. Zool. Anz., Bd. 29 (1906).*
644. **Wood**, *Physikal. Zeitschr., 1904, p. 789.*
645. **Wundt, W.**, *Grundzüge der physiologischen Psychologie. Leipzig, 5. Aufl. 1902, Bd. 1, p. 393.*
646. **Young, C. A.**, *The American Naturalist, Salem, 1870, p. 615.*
647. **Zacharias, O.**, *Beobachtungen über das Leuchtvermögen von Ceratium tripos. Plöner Forschungsber., Bd. 12 (1905), p. 316—330.*
648. — *Beobachtungen über das Leuchtvermögen von Ceratium tripos. Biol. Ctbl., Bd. 25 (1905).*
649. **Zawadzki, Al.**, *Ueber das elektrische Leuchten einiger Blumen. Ztschr. f. Phys. u. Math. Herausg. v. Baumgarten u. Ettinghausen. Wien, Bd. 6 (1829), p. 459.*

Physiologie der Formbildung.

Von **Hans Przibram,** Wien.

Mit 37 Abbildungen im Text.

Unter „Form“ verstehen wir im allgemeinen Begrenzung eines Raumstückes. Diese Begrenzung kann dem Stoffe entweder von außen aufgedrängt oder durch die Beschaffenheit des Stoffmaterials selbst gegeben sein. Solche Selbstbestimmung der Form finden wir bei den Kristallen und bei den Organismen.

Die Physiologie der Formbildung soll sich mit der Produktion von Form seitens der Lebewesen befassen, ebenso wie andere Kapitel der Physiologie sich mit der Produktion von Tönen, Licht, Wärme, Elektrizität und anderen Energiearten beschäftigt haben.

Während aber für diese Energieproduktionen besondere Organe oder Organsysteme in Betracht kamen, ist die Produktion der organischen Form an keine bestimmte Stelle des Lebewesens gebunden.

Man könnte zwar die Keimzellen als besondere Organe der Formbildung ansehen, allein die zahlreichen Fälle ungeschlechtlicher Fortpflanzung und die Tatsachen des Nachwachsens in Verlust geratener, bereits entwickelt gewesener Teile widersprechen einer solchen Auffassung.

Es kann hier nicht unsere Aufgabe sein, die Entwicklungsgeschichte der Tiere zu rekapitulieren, aber wir werden uns stets vor Augen zu halten haben, daß die Formbildung sowohl in der Embryogenese, als auch beim weiteren Wachstum und bei der Regeneration zu verfolgen ist.

Bei der Formbildung können drei Hauptmomente beachtet werden: 1) die Qualität der Form, gewöhnlich als Differenzierung bezeichnet, 2) die Quantität der Form oder das Wachstum, endlich die Anzahl der gebildeten Formeinheiten, mit einem recht unglücklichen Ausdrucke meist „Individuen“ genannt. In Analogie zur Qualität und Quantität möchte ich hierfür die Bezeichnung 3) „Quotität“ vorschlagen.

Es soll hier nur eine kurze Charakteristik der einzelnen Tiergruppen in bezug auf diese Momente der Formbildung (1—3) gegeben werden, worauf eine allgemeine Behandlung der sich ergebenden Gesetzmäßigkeiten folgen soll. Auch eine nur halbwegs erschöpfende Angabe einschlägiger Originalabhandlungen kann hier nicht erfolgen, und da ich selbst die zoologische Literatur in einem größeren Werke

über Experimentalzoologie ausführlich berücksichtige, so verweise ich auf dieses und auf die übrigen im Literaturverzeichnis 1 angeführten Zusammenstellungen, in welchen weitere Details und Literaturzitate zu finden sind; im Literaturverzeichnis 2 sind bloß jene Originalabhandlungen zusammengestellt, auf welche die den Autoren beigefügten Nummern sich beziehen.

Spezieller Teil.

I. Wirbellose.

A. Protozoa.

1) Wie ihrer systematischen Stellung nach zu erwarten war, weisen die Urtiere die verhältnismäßig einfachsten Methoden der Formbildung auf. Die sehr geringe Kohäsion des Plasmas zwingt viele Arten zur Annahme jener Raumbegrenzung, die auch Tropfen echter Flüssigkeiten aufweisen, der Kugel. Diese Gestalt ist die Folge der allseitig gleichmäßig wirksamen Oberflächenspannung, wenn dem von den Oberflächenteilchen der Grenzschicht nach dem Inneren gerichteten Oberflächenspannungsdrucke keine besondere formbildende Kraft entgegenwirkt. Wird an irgendeiner Stelle dieser Druck vermindert, so muß aus dem Inneren eine Partie vorfließen. Auf diese Art erklären sich die unbeständigen Pseudopodien der Amöben, da assimilatorische Reize den Oberflächendruck infolge Bildung großer Moleküle, also Verminderung der Molekülanzahl, verringern werden (Jensen, 92). Amöben, die keinerlei Fixierung der Kugelgestalt durch Sekretion von Gehäusen vornehmen, zeigen daher im ganzen infolge der fortwährenden Pseudopodienbildung unregelmäßige Gestalt. Wird die Pseudopodienbildung durch Veränderung des äußeren Mediums unterdrückt, so tritt die reine Kugelform wieder in Kraft. Dieselbe Form ist auch bei den durch Ausbildung von bestimmt orientierten Stacheln, Schlingorganen usw. ausgerüsteten Infusorien zu erreichen, wenn der Kern abgeschnitten worden ist (Fig. 1). Wie für alle anderen wichtigeren Lebensfunktionen ist also die Anwesenheit des Kernes auch für die Aufrechterhaltung der typischen Körperform maßgebend. Auch wird bei Abwesenheit des Kernes keine Ergänzung verlorener Teile mehr vorgenommen. Im übrigen ist das Regenerationsvermögen ein großes, insolange die zu ersetzenden Teile dem lebenden Plasma angehören oder der Wirksamkeit desselben noch unterliegen. Nicht ausgebessert wird das Gehäuse dann, wenn es nach einmaliger Sekretion den Zusammenhang mit dem Tiere verloren hat, wie z. B. bei *Difflugia.*

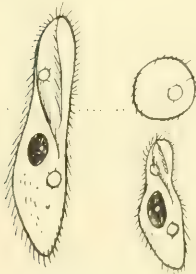


Fig. 1.

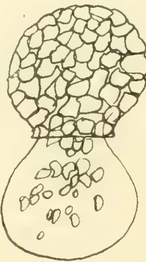


Fig. 2.

Fig. 1. *Paramaecium,* Pantoffeltierchen; daneben rechts kernloses Bruchstück und darunter regenerierendes kernhaltiges.

Fig. 2. *Difflugia urceolata,* in Teilung begriffen, in einem Teilstücke ein neues Gehäuse bildend.

Bei der natürlichen Teilung wird es durch Absonderung eines mit Fremdkörpern untermischten Sekretes gebildet (Fig. 2). Man kann diesen Vorgang (RHUMBLER, 160) mittels lebloser Stoffe nachahmen, indem man kleine, mit Deckglassplittern zerriebene Chloroformtröpfchen in Wasser mittels einer Pipette einschießt. Die vorher im Innern der Tropfen befindlichen Glassplitter ordnen sich an der Oberfläche der Tröpfchen zu gehäuseähnlichen dichten Decken, gerade so wie die Bausteinchen der Testaceen bei der Tochterbildung sich verhalten. Die Ursache ist wohl in beiden Fällen die gleiche, nämlich die verschiedene Kohäsion der drei Stoffe gegeneinander, welche die Anordnung der Gehäusebausteine an der Grenze der beiden flüssigen Medien bedingt, wodurch eine starre Fixierung der Kugelform stattfinden kann. Die komplizierten Strukturen der Radiolariengehäuse lassen sich aus der Ablagerung der Gerüstsubstanzen in den aneinander stoßenden Wänden des wabigen Baues ableiten (DREYER, 60). Die oft nachweisbare Schaumstruktur (BÜTSCHLI, 42, 43) kann vielleicht noch für die Fixierung funktionell stark beanspruchter Zug- oder Drucklinien von Wichtigkeit sein, da Waben im Gegensatze zu homogener Halbflüssigkeit eine aufgezwungene Form länger beibehalten werden.

2) Die Urtiere machen in der Regel keine bedeutenden Formveränderungen im Laufe des Wachstums durch. Die Massenzunahme selbst erfolgt durch direkte Aufnahme von lösbaren Substanzen in das Innere des Plasmaleibes, worauf Verdauung und Assimilation folgt. Die Massen- und Größenzunahme erfolgt unter annähernd konstanten äußeren Verhältnissen in einer regelmäßigen Weise, in Form einer erst immer steiler, endlich aber wieder gemäßigt verlaufenden Kurve (JENNINGS, 91). Das Wachstum nähert sich so einer äußersten Grenze, an der entweder Zerfall zu Tochtertieren oder Tod eintritt. Selbst wenn man die Tochtertiere als identisch mit dem Muttertier betrachten wollte, wogegen aber das Erlöschen der erworbenen Karminabneigung an Tochtertieren von *Paramaecium* (METALNIKOFF, 124) spricht, so kann von einer „Unsterblichkeit" der Urtiere im Sinne WEISMANNS nicht die Rede sein, weil die ungeschlechtliche Vermehrung zu einer immer geringeren Größe der Nachkommen führt, die endlich ohne Dazwischentreten von Konjugation gänzlich absterben.

3) Ebenso wie auf natürlichem Wege aus einem Urtiere durch Teilung zwei und mehrere werden, so können auf zufällige oder künstliche Art geteilte Urtiere aus jedem kernhaltigen Stücke ein neues Exemplar hervorgehen lassen. Hierbei muß also jedes Teilstück die Formelemente, welche ihm fehlen, neu produzieren. Nicht völlig abgetrennte Teilstücke üben diese selbe Fähigkeit auch aus, wodurch mit mehrfachen Organen ausgestattete Exemplare entstehen. Wie wenig feststehend die „Individuen" der Urtiere sind, ergibt sich aus der großen Anzahl von lebensfähigen Teilstücken, die aus einem Tiere gewonnen werden können, sowie aus der Möglichkeit der Verschmelzung jugendlicher Individuen. Ja sogar die beiden Hauptbestandteile der Radiolarien, Plasmaleib und Zentralkapsel mit dem Kerne, konnten auseinanderge-

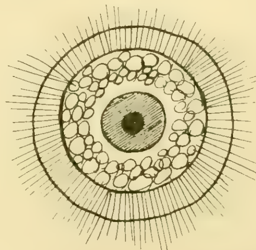


Fig. 3 *Thalassicola nucleata*; schraffiert die Zentralkapsel, schwarz ausgefüllder Kern.

nommen und an verschiedenen Exemplaren von *Thalassicola* (Fig. 3) wieder vereinigt werden, ohne daß die Lebensfähigkeit eingebüßt worden wäre (Verworn, 194).

B. Coelenterata.

1) Die Hohltiere stellen in ihrer fertig differenzierten Gestalt einen doppelwandigen Schlauch oder Sack dar, der an seinen beiden Enden stets eine verschiedene Organausbildung, sogenannte „Polarität", besitzt (Fig. 4). In unverletztem Zustande hat der Leib ein pralles Aussehen, das vom Flüssigkeitsdrucke der in den geschlossenen Körperhöhlen befindlichen Säfte herrührt. Wird z. B. bei einem *Cerianthus* (Fig. 5) unterhalb des Tentakelkranzes parallel zur Mundöffnung die Leibeswand an einer Stelle durchtrennt, so nehmen die über derselben befindlichen Tentakel ein verschrumpftes Aussehen gleich welken Pflanzen an, so daß die Uebertragung des in der Botanik verwendeten Ausdruckes „Turgor" auf die Tiere statthaft ist (J. Loeb, 114). Nicht nur für die Aufrechterhaltung der normalen Formspannung, sondern auch für die Möglichkeit der Neubildung verlorener Regionen ist die Wiederherstellung des Turgors notwendig; wenn keine Vereinigung der Wundränder zum Verschlusse der Körperhöhlen zustande kommt, so bleibt auch die Regeneration aus (Child, 50); anderseits entstehen mehrere Bildungen ähnlicher Art, wenn von sonst vereinigten Hohlraumsystemen infolge Durchschneidung jeder für sich abgeschlossen wurde (*Sagartia*, Carlgren, 45). Welches Organ an einem bestimmten Ende eines Cölenteraten stehen wird, ist nicht von vornherein ganz bestimmt, obzwar die Polarität bei vielen mit großer

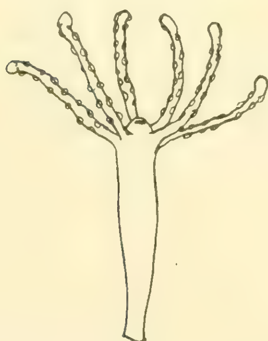

Fig. 4.


Fig. 5.


Fig. 6.

Fig. 4. *Hydra,* Süßwasserpolyp, das Oralende mit den Tentakeln nach aufwärts gerichtet.

Fig. 5. *Cerianthus membranaceus,* in seiner Sandröhre; ein Teil der Tentakel infolge eines Einschnittes der Leibeswand welk.

Fig. 6. *Tubularia mesembryanthemum,* beiderseits regenerierendes Stammstück, Orientierung mit dem Oralpole nach aufwärts.

Zähigkeit auch an Teilstücken festgehalten wird, so bei den gewöhnlichen Süßwasserpolypen *Hydra*, bei Actinien und *Cerianthus*. Hingegen bilden gewisse festsitzende Hydroïdpolypen, wenn sie vom Substrate abgelöst oder beiderseits abgeschnitten werden, auch am aboralen Pole die sonst für den Oralpol charakteristischen Polypen. Wird ein Stammstück von *Tubularia* (Fig. 6) in der Mitte abgebunden,

so bemerkt man, daß ein Strom roter Körnchen, der normalerweise in einer Richtung zirkuliert, nunmehr unterbrochen ist und in jeder Hälfte in entgegengesetzter Richtung wieder anhebt. Der Richtung dieses Stoffstromes, welcher mit der am freien Ende reicheren Sauerstoffzufuhr in Verbindung stehen soll, schreibt Loeb die Bestimmung der jeweils freien Poles als Oralpol zu. Jedoch sind die roten Körnchen wahrscheinlich nicht als der hydrantenbildende Stoff selbst, sondern als ein Exkretionsprodukt zu betrachten, das bei dem zur Hydrantenbildung notwendigen Stoffwechsel abfällt.

Auch in den Eiern der Medusen sind verschiedene Zonen, welche man für das Zustandekommen der späteren Körperpole verantwortlich machen könnte, nicht nachgewiesen. Die Eier lassen auf den ersten Furchungsstadien sich zerteilen, ohne daß die definitive Form leiden würde (Zoja, 212). Bei der Meduse *Aegineta* läßt sich eine äußere Ektoplasma-, und eine innere Endoplasmaschicht unterscheiden, die bei den normalen Furchungen oder auch bei verringertem Zellmateriale stets wieder sich so anordnen, daß die Endoplasmakugeln an der freien Oberfläche von einer Ektoplasmaschicht überzogen werden, während die aneinander abgeplatteten Grenzflächen der Furchungszellen hiervon frei bleiben (Maas, 120). Im Gegensatze zu den beschriebenen Meduseneiern weisen die Eier der Rippenquallen oder Ctenophoren von Anfang an eine scharfe Differenzierung von Eizonen auf, aus deren jeder bei normaler oder gestörter Entwicklung bloß dasselbe, von vornherein feststehende Embryostück zur Bildung gelangt. Diese Eier weisen in ihren Blastomeren keine Umordnung der Substanzen auf; doch runden sich die an Zahl verringerten Blastomeren zu geschlossenen Embryonen ab (Chun, 51 u. a.).

2) Die Cölenteraten nehmen nicht nur während ihrer embryonalen und larvalen Entwicklung, sondern auch noch später an Masse zu, und da die Geschlechtsreife mehrmals erreicht (Ctenophora) oder verschiedene Generationswechsel (Cnidaria) aufeinander folgen können, so ist schwer festzustellen, was als charakteristische Größe anzusehen wäre. Viele Arten erfahren eine fortdauernde Vermehrung der Tentakeln und Mesenterien mit zunehmender Größe. Die Anzahl der gebildeten Tentakel bei künstlich verkleinerten Stücken pflegt der Größe des Stückes entsprechend geringer zu sein. Für die Längenzunahme ist die Möglichkeit, Wasser aufzunehmen, von ausschlaggebender Bedeutung, für *Tubularia* ist das Maximum desselben bei 2,5 Proz. Salzgehalt des Meerwassers erreicht (J. Loeb, 116). Funktionieren der Wimperung begünstigt nicht das regenerative Wachstum (Zeleny, 211).

3) Gleich den Urtieren sind die Hohltiere noch in hohem, aber sehr verschiedenem Grade teilungsfähig, indem die niedrigeren Poriferen und Cnidarier noch im entwickeltem Zustande ihre Form auch wieder völlig herstellen, während die höheren, namentlich die Ctenophoren, zwar die Zerteilung lange überleben, aber nicht das Verlorene wiederbilden. Eine Mittelstellung scheinen die höheren Medusen einzunehmen, welche zwar ihre Gestalt abrunden und untergeordnete Organe neubilden, nicht aber die entfernten Radien nachzubilden vermögen. Sowohl aus einem Ei, als auch aus einem entwickelten Tiere können eine größere Anzahl neuer Exemplare entstehen; solche Vorgänge werden nicht nur bei Versuchen, sondern auch in der Natur angetroffen. Verschmelzung zweier oder mehrerer

Exemplare wurde bei Schwämmen, die in einem reduzierten Zustand durch ungünstige Verhältnisse versetzt wurden, beobachtet (H. V. Wilson, 198).

Verkehrte Transplantation kleiner Stücke von *Hydra* ergibt eine völlige Ueberwindung der Polarität des kleineren Pfropfkomponenten durch den größeren, so daß jener zur Bildung des dem Ganzen fehlenden Poles gezwungen wird (King, 100). Hingegen übten zwei verschiedenen Species angehörige Pfropfkomponenten aufeinander in bezug auf die Artcharaktere keinen Einfluß aus.

C. Vermes.

1) Während bei vielen Cölenteraten die Frage nach der Polarität bestimmter Körperregionen infolge der Möglichkeit, durch äußere Faktoren eine Umkehr zu erzielen, recht komplex erscheint, treffen wir bei den gemeiniglich als „Würmer" zusammengefaßten Tiergruppen auf durchsichtigere Verhältnisse. Alle Vermes zeigen ein von äußeren Bedingungen unabhängiges Kopf- und Schwanzende; mag man unverletzte oder der äußersten Körperspitzen beraubte Würmer unter verschiedene Licht-, Schwerkrafts- und Sauerstoffverhältnisse bringen, stets bildet das vordere Ende den Kopf, das hintere den Schwanz. Damit soll aber keineswegs gesagt sein, daß dieses Verhältnis nicht dennoch durch innere Faktoren verändert werden kann. Tatsächlich erscheint die Fähigkeit, einen Kopf nach vorn und einen Schwanz nach rückwärts zu bilden, nicht allen Teilstücken zuzukommen. Namentlich bei den Regenwürmern ist die Region, aus der das Teilstück gewonnen wurde, für den Erfolg maßgebend (Fig. 7). Teilstücke aus der Mitte des Wurmes können nach beiden Seiten die richtigen Pole regenerieren. Hingegen erzeugen ausschließlich der hinteren Schwanzregion angehörige Stücke nicht nur nach rückwärts, sondern auch nach vorn einen Schwanz (Morgan, 128), während ausschließlich der Kopfregion angehörige Stücke auch nach rückwärts einen Kopfpol bilden, wenn sie durch Vereinigung mit einem größeren Schwanz-

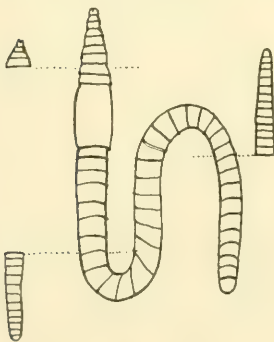


Fig. 7.



Fig. 8.

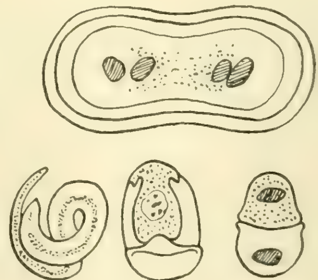


Fig. 9.

Fig. 7. *Lumbricus*, Regenwurm, daneben links Regenerat des Kopfes, darunter des Schwanzes; rechts Schwanzregenerat oralwärts wachsend.

Fig. 8. *Planaria*, Strudelwurm, daneben rechts von oben nach unten: zwei Kopfpole, einen Kopf und einen Schwanz, und zwei Schwänze regenerierendes Bruchstück.

Fig. 9. *Ascaris*, Pferdespulwurm, oben von links nach rechts: Zweizellenstadium und zwei weitere Embryonalstadien; unten Riesenei, aus zwei Eiern verschmolzen.

stück überhaupt lebensfähig gemacht worden sind (Hazen, 82). Mit elektrischen Potentialgefällen hat die organische Polarität nichts zu tun; es zeigen sich die Schnittstellen, ob nach vorn oder rückwärts gelegen, und ohne Rücksicht auf den Erfolg meist negativ (Morgan und Dimon, 132). Bei den niedrigsten Würmern, den vielverwendeten Planarien (Fig. 8), ist keine deutliche Regionenbildung vorhanden, wie auch die Ringelung oder Metamerie fehlt; aber auch bei ihnen können kleine Querstückchen aus der vordersten, hinter den Augen abgetragenen Partie biorale, analoge aus der hintersten Partie bikaudale Formen ergeben. Die spätere Regionenbildung ist bei den Eiern der Würmer außerordentlich früh angelegt. So zerfällt das Ei des Pferdespulwurmes *Ascaris megalocephala* (Fig. 9) schon durch die erste Teilung in zwei Zellen, eine untere kleinere und eine obere größere. Letztere liefert das Ektoderm, wärend erstere die bald sich sondernde Geschlechtsanlage, das Mesoderm und den Verdauungstrakt liefert und die spätere ventrale und hintere Region bezeichnet (Boveri, 37; zur Strassen, 214). Bei den Schnurwürmern oder Nemertinen zerlegt die erste Furche das Ei in zwei gleichwertige Teile, die linke und rechte Körperhälfte; durch eine nicht-symmetrische „Spiral"-Furchung entsteht eine Larve, deren animaler Pol durch ein langes Apikalorgan ausgezeichnet ist. Wird die peripher vom Kerne gelegene animale Kuppe während des Verschmelzens von Samen- und Eikern oder etwas später abgeschnitten, so kommt dennoch das Scheitelorgan zur Ausbildung, ein Fingerzeig dafür, daß die Anlage für dieses Organ nicht bloß streng apikal vorhanden sein dürfte. Auf späteren Stadien lassen sich die apikalen Zellen nicht entfernen, ohne daß der Ausfall des Apikalorganes damit verknüpft wäre, und in analoger Weise lassen die des entgegengesetzten Poles beraubten Eier das Enteron vermissen (Wilson, 199; Zeleny, 208). Durch Anwendung von Druck auf die unsegmentierten Eier eines Ringelwurmes *Nereïs* können die Eisubstanzen derart verteilt werden, daß an Stelle von 4 Makromeren mit klarem Protoplasma und großen Oeltropfen 8 gebildet werden, ohne daß dadurch die Entwicklung der Larve verhindert wäre (Wilson, Lit. Przibram, 25a).

Uebrigens soll Differenzierung ohne Furchung vor sich gehen können; es finden bei der parthenogenetischen Entwicklung des Ringelwurmes *Chaetopterus* zwar Kernteilungen, aber keine Zellteilungen statt, und dennoch kommen larvenähnliche Formen zustande (Lillie, 113).

2) Die Würmer dürften über die Geschlechtsreife hinaus noch der Körpervergrößerung fähig sein. Die Regeneration ist meist zeitlebens möglich. Wärme beschleunigt diese. Hunger oder Nahrungszufuhr haben bloß auf die Masse, nicht auf die Anzahl der in gleicher Zeit gebildeten Segmente Einfluß. Diese Anzahl ist großenteils von der Region abhängig, der die Stücke entstammen. Im allgemeinen nimmt die Regenerationsgeschwindigkeit mit der Verlegung der Operation nach dem hinteren Ende auch nach rückwärts immer mehr ab. Die aus Stücken verschiedener Regionen entstandenen ganzen Würmer behalten die Regenerationsgeschwindigkeit der betreffenden Region ohne Rücksicht auf die neuen Pole bei (Morgulis, 133).

Merkwürdige Umbildungen erfahren Metameren von Ringelwürmern, wenn bestimmt differenzierte andere Metamere entfernt wurden. So verändern hintere Segmente von Röhrenwürmern, wenn

das mit Tentakelkrone versehene Oralende samt den vorderen Segmenten abgeschnitten worden ist, beim weiteren Wachstum ihre Bewehrung derart, daß nunmehr ebenso viele mit der Bewehrung der vorderen Segmente erscheinen, wie von diesen abgeschnitten worden waren (Vaney und Conte, 192; Watson, 195; Iwanoff, 94). Bei *Podarke* nimmt die zunächst durchsichtig regenerierte Hinterhälfte immer mehr an dunklem Chitin auf Kosten der vorderen Hälfte zu (Morgulis, 134). Manche Serpuliden besitzen ein funktionierendes und ein „rudimentäres“ Operculum oder Kiemendeckel. Wird das funktionierende entfernt, so wächst das rudimentäre zu einem funktionierenden aus, während an Stelle des ehemals funktionierenden ein rudimentäres nachwächst (Zeleny, 209). Weitgehende Rückbildungen treten bei operierten *Ophryotrocha* auf: trotz Schwund der Metamerie und Parapodien kann schließlich wieder Aufdifferenzierung stattfinden (Czwiklitzer, 55). Reduktionen als Einleitung zu Neudifferenzierung treten auch bei Planarien nach bedeutenden Verletzungen oder bei Hungerperioden ein (Schultz, 171).

3) Aus kleinen Stückchen einer Planarie gehen noch durch Umformung oder „Morphallaxis“ (Morgan, 127) ganze verkleinerte Tiere hervor. Auch viele andere Wurmgattungen lassen eine Zerstückung zu, namentlich jene, die in der Natur durch Querteilung sich fortpflanzen.

Leicht können Verdoppelungen von Köpfen und Schwänzen infolge von Verletzungen entstehen. Verschmelzung von mehreren Eiern zu einem Wurme ist bei *Ascaris* recht häufig, sowohl in der Natur, als auch künstlich insbesondere unter dem Einfluß von Kälte, welche die gelatinöse Eihülle erweicht. Die „Rieseneier“ ergeben bei Verschmelzung auf frühem Stadium einheitliche Larven mit doppeltgroßen Zellen, bei Verschmelzung auf spätem Stadium Larven mit normal großen Zellen, aber Verdoppelungen der Organe.

Entwickelte Regenwürmer auch verschiedener Species können zu einheitlich reagierenden Tieren durch Transplantation vereinigt werden, wobei die Pfropfkomponenten ihre Artcharaktere auch bei weiterem Wachstume beibehalten (Joest, 93; Rabes, 158).

D. Echinodermata.

1) Die Stachelhäuter sind im Imaginalzustande aus radialen, gleichwertigen „Antimeren“ zusammengesetzt, doch sind viele Organe, wie Mund, After, Madreporenplatte, bloß in der Einzahl vorhanden und die Verknüpfung der Antimeren durch ringförmige Nervenstränge eine derart koordinierte, daß der Haeckelschen Auffassung der Echinodermen als Tierkolonien nicht zugestimmt werden kann. Nur in seltenen Fällen sind die einzelnen Radien bei Abtrennung imstande, für sich dauernd weiterzuleben und alle anderen, auch die zentralen Teile, wiederzuerzeugen, wie bei *Linckia*. Dem radiären Bau der Stachelhäuter geht ein bilateral-symmetrischer der Larvenformen voraus. Bis auf das Ei zurück läßt sich die Polarität mit Mund- und Afterpol verfolgen. Namentlich das Ei des Seeigels *Strongylocentrotus lividus* (Fig. 10) ist in manchen, durch einen Gürtel orangeroten Pigmentes ausgezeichneten Varietäten zu dieser Beobachtung geeignet. Der animale Pol, dem der Kern des ungefurchten Eies angenähert liegt, ist durch eine in Tuschelösung sichtbar werdende Mikropyle aus-

gezeichnet. Diese Stelle bezeichnet die Einpflanzungsstelle des Eies im Keimepithel (Boveri, 38). Der genannte orangerote Gürtel macht drei Regionen des Eies unterscheidbar: die über ihm liegende unpigmentierte animale Hälfte des Eies läßt das Ektoderm hervorgehen, die pigmentierte Zone den Darm und seine Derivate, die kleine unpigmentierte vegetative Polkappe das primäre Mesenchym. Das bestätigen auch Zerschneidungsversuche. Ganze Larven entstehen bei Durchriß senkrecht zum Pigmentringe oder, da die erste Furche normalerweise diesen Weg nimmt, nach Trennung der ersten Blastomeren. Wenn hingegen eine parallel zum Pigmentring verlaufende Zertrennung vorgenommen wird, so bilden sich bloß jene Organsysteme, deren Eizonen erhalten geblieben, für sich aus. Werden Furchungszellen auf späteren, mit Differenzierung verbundenen Stadien isoliert, so nimmt auch ihre Vertretbarkeit immer mehr ab. Es werden nach Vollendung der Mesenchymbildung der Darm- und Mesenchymzellen beraubte Larven von Seeigeln oder Seesternen die entfernten Organe nicht abermals bilden, obzwar sie die allgemeine Form regulieren und ektodermalen Organe weiter ausbilden. Die isolierten Archentera entwickeln sich nicht. Der sekundäre Urdarm ist nach Entfernung der Cölomsäcke nicht mehr imstande, diese wiederzuerzeugen (Driesch, 61). Diese abnehmende Regenerationsfähigkeit der Larven steht keineswegs im Widerspruche zu dem hohen Regenerationsvermögen der imaginalen Seesterne, weil ja in jedes regenerationsfähige Stück dieser entwickelten Stachelhäuter Zellen aus allen Keimblättern der Larve und mithin auch aus allen Regionen des Eies übergegangen waren. Isolierte Gewebestücke der Imagines aber, die bloß Ektoderm oder bloß Entoderm enthalten würden, haben es nie zur Regeneration gebracht. Verlagerungen von Furchungszellen, sowie durch Schütteln verursachte Austritte der Mesenchymzellen an atypische Orte brauchen die spätere normale Ausbildung von Larven nicht zu verhindern; die Furchungszellen ordnen sich entsprechend um, die Mesenchymzellen wandern wieder, vielleicht infolge chemischer Reize (Herbst), an denjenigen Ort hin, wo sie normalerweise die Skelettbildung vornehmen sollen. Die Form der Skelettstücke, Dreistrahler, Anker, Stäbe usw., läßt sich (ähnlich wie bei den Radiolarien) auf die Abscheidung der skelettbildenden Kalkstoffe in den Wänden der auseinander grenzenden Zellen zurückführen (Dreyer, 59).

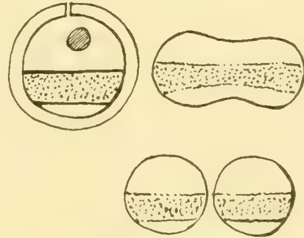


Fig. 10. *Strongylocentrotus lividus*, Seeigelei mit der Eihülle, die von der Einpflanzungsstelle durchbohrt ist; daneben Durchreißung senkrecht zum Pigmentringe.

Durch Kalkentzug kann die Bildung der Skelettstücke in den Larven verhindert werden, und es zeigt sich dann, daß zugleich die Ausstreckung der als „Arme“ bezeichneten Fortsätze unterbleibt, in welche normalerweise die Enden der Skelettstäbe sich hineinstecken. Kalkentzug auf frühen Furchungsstadien hat übrigens noch die Wirkung, den Zusammenhang der Zellen aufzuheben (Herbst, 85). Auf den Einfluß der verschiedenen Salze und Salzmischungen im Seewasser will ich hier nicht eingehen, weil es sich dabei weniger um form-

bildende Eigenschaften (Herbst, 86), als um gegenseitig aufzuhebende Giftwirkungen (vgl. J. Loeb, 16) handelt.

2) Die Echinodermen durchlaufen ein freischwimmendes Larvenstadium, aus dem durch vollständige Metamorphose ein bodenlebendes Imaginalstadium hervorgeht. Dieses wächst auch über die Geschlechtsreife hinaus und kann die Formen der Kalkkörperchen in seiner Haut noch öfters umändern, so bei den Seewalzen. Eine bestimmte Größe für den Abschluß des Wachstums ist nicht bekannt. Untersucht wurde genauer die *Holothuria impatiens* (Edwards, 67).

Die Regenerationsgeschwindigkeit ist bei größerem Verluste bedeutender als bei geringerem: ein ganzer neuer Arm wird vom Seesterne *Asterias* (Fig. 11) rascher ersetzt als ein an der Spitze abgebrochener (King, 101); mehrere Arme des Schlangensternes *Ophioglypha* werden rascher ersetzt, als bloß einer (Zeleny, 207). Günstig sind auch die Jugend und hohe Temperatur. Letztere beschleunigt in ähnlicher Weise die Embryonalentwicklung, und zwar für Seeigeleier bei zehngradiger Temperaturerhöhung um das 2- bis 3-fache (Peter, 143).



Fig. 11.

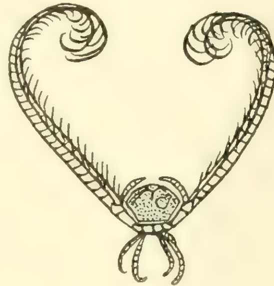


Fig. 12.

Fig. 11. *Asterias*, Seestern, alle Arme gleichzeitig in Regeneration, diese um so weiter fortgeschritten, je mehr von ihnen entfernt war.

Fig. 12. *Antedon*, Haarstern, in den eine Scheibe anderer Farbe, punktiert gezeichnet, eingesetzt worden ist.

3) Durch die erwähnte Herbstsche Methode können sehr leicht aus einem Echinodermenei viele verkleinerte Embryonen erhalten werden. Die See, Schlangen- und Haarsterne ergänzen in der Regel jeden mit einem Scheibenstücke versehenen Radius zu einem ganzen Tiere, anfänglich „Kometenformen", so daß ebenso viele Exemplare, wie das Tier Radien hatte, entstehen. Bei *Linckia* würden vielleicht noch mehr zu erhalten sein. Verdoppelungen von „Armen" sind sehr häufig und auf Verletzungen zurückzuführen. Verschmelzungen von Eiern führen zu Doppelbildungen, wenn sie auf relativ späten Stadien oder ohne parallele Orientierung der Partner ausgeführt werden. Als Methode dient Druckerhöhung. Parallel vereinigte Eier früher Stadien verschmelzen zu einer völlig einheitlichen, doppeltgroßen Larve mit doppelter Zellenzahl (Driesch, 63). Von entwickelten Echinodermen lassen sich am leichtesten zwei Exemplare vom Haarsterne *Antedon* (Fig. 12) vereinigen; es genügt die Scheibe des einen Tieres abzuheben und in den Kelch des vorher gleichbehandelten Partners einzusetzen, um eine dauernde Verwachsung einzuleiten, da die Oraltentakelchen sofort über der neuen Scheibe geschlossen werden und dieselben an den Kelchboden anpressen (Przibram, 147).

E. Mollusca.

1) Die Weichtiere sind bereits hochorganisierte Tiere, die der gegliederten Anhänge entbehren. Sie weisen einen bilateralen Bau

auf, der aber meist eine wesentlich asymmetrische Ausbildung erhält. Dieser Hang zur Asymmetrie dürfte in einer gewissen Beziehung zur bodenkriechenden Lebensweise stehen, welche eine streng symmetrische Verteilung des Gewichtes nicht so notwendig hat wie frei schwebende, laufende, springende oder fliegende Formen. Aeußerlich kommt die Asymmetrie sehr deutlich im Gehäusebau zum Ausdruck. Es gibt z. B. rechts- und linksgewundene Gehäuse der Weinbergschnecke (Fig. 13). Während aber die ersteren die weitaus häufigeren sind und sich vererben, treten die linksgewundenen bloß selten auf und sind nicht erblich (LANG, 107). Es scheint demnach die Rechtswindung von vornherein den Embryonen zuzukommen und nur infolge mechanischer Störungen gelegentlich in einzelnen Exemplaren umgekehrt zu werden. Bei allen untersuchten Molluskeneiern ist eine scharfe Scheidung der späteren Organbezirke von allem Anfang an gefunden worden. Es gelingt nicht nur, das Schicksal der durch verschiedene Färbung ausgezeichneten Eizonen in der normalen Entwicklung weiter zu verfolgen, sondern auch auf sukzessiven Stadien die einzelnen Blastomeren, welche verschiedenes Material erhalten

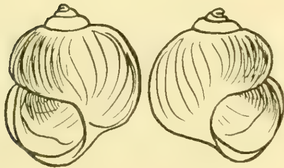


Fig. 13.

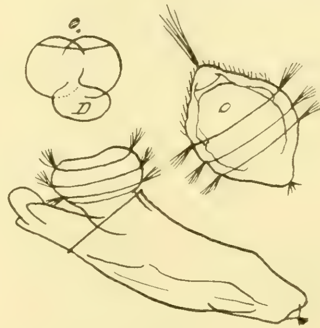


Fig. 14.

Fig. 13. *Helix pomatia*, Weinbergschnecke, ein links- und ein rechtsgewundenes Gehäuse.

Fig. 14. *Dentalium entale*, Zweizellenstadium mit dem Dotterlappen *D*, daneben rechts schwimmendes Stadium, darunter verwandeltes Tier.

haben, zu isolieren. Aus einer jeden solchen Blastomere geht dann ausschließlich jenes Organ der schwimmenden Larve hervor, welches auch im unverletzten Ei von der betreffenden Blastomere gebildet worden wäre. Umgekehrt fehlen den Embryonen, denen Zellen entnommen worden waren, gerade so viele von den betreffenden Organen, wie die entnommenen Zellen geliefert hätten. Bei *Dentalium*, einem Scaphopoden, wird bei der ersten Furchung aus der unpigmentierten vegetativen Polkappe ein Dotterlappen gebildet, der bei der weiteren Furchung asymmetrisch, mit einer Blastomere verknüpft, periodisch auftritt (Fig. 14). Die Entfernung des ersten Polarlappens führt zur symmetrischen Furchung ohne Wiedererzeugung und zur Bildung einer Larve ohne posttrochale Region und ohne Apikalorgan. Teilweise Entfernung hat teilweise Bildung zur Folge. Entfernung des zweiten Polarlappens hat Ausfall der posttrochalen Region, nicht aber des Apikalorganes zur Folge (WILSON, 201). Wir können daraus schließen, daß zwischen der Bildung des ersten und zweiten Polar-

lappens bei der normalen Entwicklung sich die zur Bildung des Apikalorganes notwendigen Stoffe aus der vegetativen unpigmentierten Polkappe an den animalen oder Apikalpol begeben haben. Obzwar auch die weitere Furchung bei den mit schwimmenden Larven versehenen Mollusken asymmetrisch verläuft, so läßt sich dies doch nicht ohne weiteres auf die definitive Asymmetrie der Schnecken und Muscheln beziehen, da so weitgehende Materialwanderungen innerhalb des Embryos stattfinden. Hingegen sind bei den Kopffüßlern, Cephalopoden, welche ohne besondere Larvenformen sofort im Ei die definitive Gestalt ausbilden, sämtliche Seiten bereits von vornherein kenntlich, indem die länglichen Eier dorsal etwas zugespitzt, posterior abgeplattet sind. Die Furchung erfolgt streng bilateral, und die entwickelten Tiere zeigen höchstens in untergeordneten Teilen Asymmetrie.

2) Die Weichtiere wachsen nach Erlangung ihrer definitiven Gestalt weiter. Wie es sich mit der Geschlechtsreife und dem Aufhören des Weiterwachsens verhält, scheint nicht ganz sicher zu sein. Nach Lang (108) würden die Schnecken *Helix nemoralis* und *hortensis* mit der Geschlechtsreife das Wachstum einstellen, und ähnlich verhielte sich *H. aspersa* nach Moynier de Villepoix (vgl. 256). Anderseits läßt die sehr verschiedene Größe geschlechtsreifer Schnecken, Muscheln und Kraken innerhalb einer und derselben Art kaum eine allgemeine Gültigkeit dieser Beobachtungen zu. Regeneratives Wachstum kommt sicher an geschlechtsreifen Tieren vor, Schnecken erneuern Fühler mit Augen, Fußstücke, Schalendefekte, Rückenanhänge (Fig. 15), Kopffüßer Armspitzen mit Saugnäpfen. Ueber die Wachstumskurven bei Schlammschnecken, *Limnaea*, sind Messungen (Semper, 174) angestellt und haben das merkwürdige Resultat ergeben, daß mit zunehmender Größe des Behälters die Wachstumsgeschwindigkeit steige. Die Erklärung wurde erst kürzlich (Legendre, 110) durch Parallelversuche mit fließendem und stehendem Wasser geliefert. Nur in letzterem, in dem die Abfallstoffe sich anhäufen, kommt es zur Zwerghaftigkeit bei geringem Raume, also ist dieser Nanismus als eine Selbstvergiftung anzusehen.

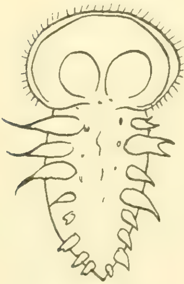


Fig. 15. *Tethys leporina*, auf dem Rücken zahlreiche Anhänge in Regeneration begriffen.

3) Obzwar die Weichtiere verlorene Körperstücke zu ersetzen vermögen, so hat man doch keines kennen gelernt, das sich in mehrere oder nur zwei Exemplare teilen könnte. Auch überlebt keines die Entfernung des Kopfganglions. Gewisse Rückenanhänge bei den Schmetterlingsschnecken, Aeoliden (Fig. 15), gehen sehr leicht verloren und wurden früher für selbständige Tiere, nämlich parasitische Würmer, gehalten. In Wirklichkeit bewegen sie sich zwar noch längere Zeit nach der Abtrennung, können aber gar keine anderen Lebensfunktionen ausführen, da ihnen alle wichtigen Organe fehlen. Ebenfalls für selbständige Tiere wurden die bei der Begattung abbrechenden sogenannten „Hektokotylus“-Arme gewisser männlicher Kopffüßler angesehen, die ebensowenig eines Weiterlebens fähig sind.

Infolge der von Anfang an streng lokalisierten Verteilung von organbildendem Materiale können auch aus einem Molluskenei nicht durch künstliche Zerlegung mehrere vollständige Embryonen erhalten

werden. Doch bleiben unvollständige, keiner Regeneration oder Metamorphose fähige Teilembryonen am Leben.

Mehrfach sind Schneckenzwillinge in einem Ei beobachtet worden, die weitgehende Verschmelzungen aufweisen können. Wird eine Schnecke ihres Gehäuses beraubt und in das einer fremden Art hineingesteckt, so baut sie an die letzte Windung des fremden Gehäuses weiter, wobei die neuen Gänge von dem Gehäuse der fremden Art abstechen, da sie völlig den normalen der bauenden Art gleichen (Caillaud, 44).

F. Tunicata.

1) Die Manteltiere werden lediglich wegen der Aehnlichkeiten mit dem anatomischen Baue der Wirbeltiere meist im Systeme an eine höhere Stelle gesetzt, als ihrer physiologischen Ausbildung entspricht. Eigentlich stehen sie in bezug auf ihre Ausdifferenzierung nicht höher als viele Würmer, und hiermit stimmt auch die Fähigkeit, sehr wichtige Körperteile neuzubilden, ja selbst aus kleinen Teilstücken völlig zu regenerieren. Nicht einmal die Entfernung des Oesophagealganglions tut der Lebensfähigkeit Abbruch (Fig. 16); es wird selbst vom Ektoderme wieder gebildet (Schultze, 172). Ebenfalls in Parallele zu den Würmern sind die ersten Blastomeren des Eies bereits für bestimmte Bildungen von vornherein bestimmt, so daß mit der Entfernung einzelner Furchungszellen zugleich spätere Organe ausfallen (Chabry, 48). Wie bei den Echinodermen findet sich zwischen zwei regenerationsfähigen Stadien, hier der Bechergastrula und der geschlechtsreifen Aszidie, ein nach querer Halbierung regenerationsunfähiges Stadium eingeschaltet (Driesch, 65; Fig. 17). Es ist dies die Streckgastrula, welche bei Halbierung aus der einen Hälfte bloß ein Vorderteil, aus der anderen bloß den Schwanzteil erzeugt. Diese Halbtiere gehen bald zugrunde. Bei der normalen Entwicklung wird der Schwanzteil rückgebildet, und aus dem Reste geht durch eine recht eingreifende Metamorphose das nunmehr festsitzende Manteltier hervor. Die quere Durchtrennung kann daher bei diesem nicht an der homologen Stelle erfolgen wie bei der Streckgastrula, sondern fällt in eine Region, in der alle Bestandteile durcheinander vertretbar sind. Alle Querschnitte enthalten Ekto- und Entoderm, aber je nach der Höhe der Schnittführung Kiemenkorb, Eingeweidesack oder Wurzelstolo. Diese Organe sind imstande, einander gegenseitig zu erzeugen. Dabei wird die Polarität aufrecht erhalten. Selbst Versuche, durch Einstecken des sonst nicht festsitzenden



Fig. 16.

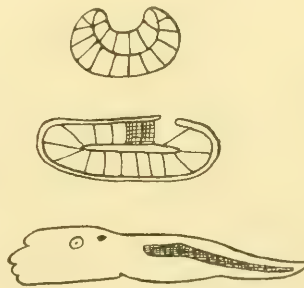


Fig. 17.

Fig. 16. *Ciona*, Seescheide, punktiert die Lage des Ganglions.

Fig. 17. *Phallusia mammilata*, von oben nach unten: Bechergastrula, Streckgastrula, Larve.

Poles in Sand die Bildung eines oralen Endes am aboralen Pole zu erzwingen, mißlangen, da die eingesteckten Kiemenkörbe abstarben, aber seitlich neue hervorsproßten und sich aufwärts krümmten (Driesch, 64). Und doch ist auch hier die Polarität nicht in der Weise unabänderlich, daß in einer oralwärts gerichteten Wachstumspartie stets orale, in einer aboralen aborale Gebilde wachsen würden. Wird in ein Einfuhrrohr oder Buccalsipho einer Seescheide, *Ciona*, parallel zur Mundöffnung ein Schnitt geführt, ohne daß der Sipho ganz entfernt würde, so bilden sich nicht nur an dem oral gewendeten unteren Schnittrande Augenflecken aus, sondern auch an dem aboral gewendeten oberen. Aus der Schnittstelle selbst kann ein neuer Sipho hervorsprossen (J. Loeb, 114).

2) Die Manteltiere weisen keine Beschränkung des Wachstums durch die Geschlechtsreife und auch keine Altersgrenze für die Regeneration auf. Abgeschnittene Siphonen sollen immer größere Länge erreichen, je öfter sie entfernt wurden (Mingazzini, 125). Sehr ausgesprochen ist die Fähigkeit, bei Eintritt ungünstiger Verhältnisse die Körpermaße unter Verlust aller äußeren Differenzierung auf ein Minimum zu reduzieren und später wieder bei Eintritt besserer Bedingungen völlig zu erneuern. Den gleichen Vorgang befolgen kleine abgetrennte Stücke (Driesch, 64).

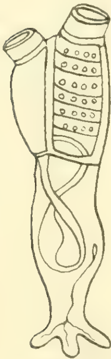


Fig. 18. *Clavellina lepadiformis.*

3) Aus einem Manteltier können auf mannigfaltige Art und Weise ohne geschlechtliche Vermehrung mehrere Exemplare hervorgehen Viele vermehren sich durch Sprossung, und eine solche tritt auch, wie wir hörten, gelegentlich bei Verletzungen auf. Häufiger formen sich zerstückelte Tiere nach vorhergegangener Reduktion aus jedem Teilstücke zu je einem ganzen Manteltiere um, oder es werden ohne weitgehende Reduktion bloß die fehlenden Organe ergänzt. Alle verschiedenen Methoden sind an ein und derselben Art, *Clavellina lepadiformis* (Fig. 18), beobachtet worden (Driesch, 64). Während der Reparationsprozesse tritt bei dieser Art ein weißer Stoff auf, der an jenen Stellen produziert wird, wohin der reichste Sauerstoffstrom gelangt, nach vollendeter Neubildung aber wieder verschwindet.

G. Crustacea.

1) Die Krustentiere oder Krebse im weiteren Sinne bilden die kiemenatmende Gruppe der durch äußerlich abgegliederte Körperanhänge charakterisierten Gliederfüßler oder Arthropoden. Sie bestehen aus einer Reihe hintereinander liegender Körpersegmente, deren jedes einem Paar Anhänge den Ursprung gibt. Vom Mund- zum Afterende nimmt die Differenzierung derselben ab. Am ersten Segmente stehen die lichtempfindlichen Augen, am zweiten die mit Otolithen versehenen ersten, am dritten die bloß mit Sinneshaaren ausgerüsteten zweiten Fühler; es folgen die zum Kauen und Greifen dienenden Kiefer, Kieferfüße und Scherenbeine, dann die Schreitbeine, endlich die Schwimmbeine. Bei den niedrigsten Formen ist diese Differenzierung nicht völlig durchgeführt, namentlich fehlen Scheren- und

Schreitbeine, so daß die Tiere auf schwimmende Lebensweise angewiesen sind. Die Segmente sind nicht nur imstande, abgeschnittene Teile in derselben Qualität zu ersetzen, also etwa Augen als Augen wiederzuerzeugen, Fühler als Fühler, Kieferfüße als Kieferfüße u. s. f., sondern auch unter gewissen Umständen Anhänge hervorzubringen, die einem anderen, und zwar dem nächstfolgenden Segmente, normalerweise angehören würden. Am besten untersucht ist die Ersetzung des Auges durch eine, übrigens dann des Otolithen entbehrende erste Antenne, welche bei den zehnfüßigen Krebsen nach Entfernung des im Augenstile gelegenen Ganglions eintritt (Herbst, 84; Fig. 19).

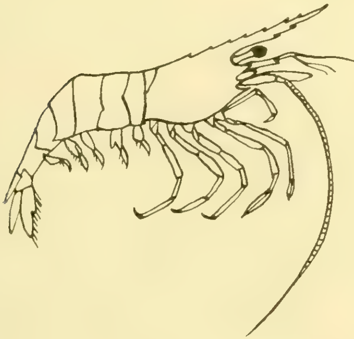


Fig. 19.

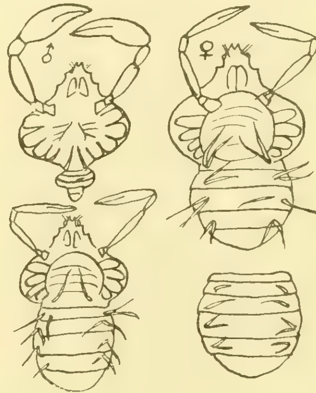


Fig. 20.

Fig. 19. *Palaemon,* Krevette, von der rechten Seite; Auge schwarz ausgefüllt, darunter Antennula und Antenna.

Fig. 20. *Inachus,* Spinnenkrabbe, ♂ Männchen, ♀ Weibchen, darunter ein ♂ nach parasitärer Kastration und ein Hinterleib eines analogen ♀.

Ferner sind Fälle bekannt, in welchen der als Taster fungierende Krabbenkieferfuß durch eine Schere, die als Greiforgan dienende Schere durch einen Schreitfuß, der Schreitfuß durch einen Schwimmfuß ersetzt war. Vielleicht spielt auch hier die Degeneration des Ganglions eine Rolle. Die Artcharaktere der „heteromorphen“ Körperanhänge sind völlig jene der regenerierenden Art, so daß von einer Deutung als „Atavismus“ keine Rede sein kann. Bei der Regeneration kommen zwar öfters Parallelen zur Embryogenese vor, aber spezielle „cänogenetisch“ veränderte Larvenorgane treten nicht auf, und umgekehrt können in der Embryogenese unterdrückte Stadien in der Regeneration wieder auftreten. Auf diese Art durchläuft der regenerierende dritte Kieferfuß mancher Krabben eine Form, die jenem langschwänziger Krebse ähnlich sieht, die als die Stammgruppe der Krabben angesehen werden. Nicht nur die Art-, sondern auch die Individualcharaktere treten bei regenerativen Erscheinungen wieder mit großer Treue auf (Przibram, 152). Ebenson erneuern sich die sekundären Geschlechtscharaktere wieder, z. B. an den Scheren der Alpheïden, wobei aber das Männchen eine Stufe durchläuft, welche dem Weibchen sehr ähnelt (Wilson, 200). Diese Aehnlichkeit findet ihre Berechtigung in der Uebereinstimmung der definitiven Scherenform des Weibchens mit der Schere jugendlicher Tiere bei beiden Geschlechtern. Den Zusammenhang der primären mit den sekundären

Sexualcharakteren deckt das Studium der sogenannten „parasitären“ Kastration auf. Es werden nämlich durch gewisse Parasiten die Geschlechtsorgane der Krabben zerstört. Dabei nehmen zwar die Männchen weibliche, nicht aber die Weibchen männliche Charaktere an (Smith, 176; Fig. 20).

2) Die Krustentiere machen mit wenigen Ausnahmen eine komplizierte Metamorphose durch, die vor der Geschlechtsreife endet. Sie wachsen aber auch dann noch unter fortwährenden Häutungen weiter. Solange sie häuten, bleiben sie regenerationsfähig. Die Cyclopiden, welche nach Vollendung der Metamorphose und Erlangung der Geschlechtsreife nicht mehr häuten, haben auch schon vorher die Regenerationsfähigkeit eingebüßt. Bei den fortwachsenden Formen scheint die Wachstumsgeschwindigkeit mit zunehmendem Alter nicht sehr stark vermindert zu sein, so daß die Wachstumskurve von einer Geraden nicht viel abweicht.

Verlusten gegenüber zeigen die Krebse ein weitgehendes Regulationsvermögen. Ja, mehrere Beine eines Krebses werden rascher regeneriert, als eines allein. Dabei häuten stärker verletzte Tiere rascher als schwächer oder gar nicht verletzte, und das Regenerat weist zur Zeit der Häutung unter sonst gleichen Umständen unabhängig von der zur Regeneration verwendbaren Zeit dieselbe Größe auf (Zeleny, 210). So paradox diese Befunde auf den ersten Blick erscheinen mögen, so läßt sich doch eine plausible Erklärung geben. Nehmen wir an, daß eine bestimmte Ersatzmasse zur Durchführung der physiologischen Stoffwechselprozesse notwendig ist, die zur Auffrischung und zur Vergrößerung eines jeden Teiles dient. Bei Verminderung der Gesamtmasse wird ein gewisser Prozentsatz für raschere Auswechslung und für Regeneration frei. Eine Häutung dürfte nun eintreten, wenn die Auswechslung des Integumentes beendet ist, somit früher, wenn weniger auszuwechseln ist, d. h. bei stärkerer Verletzung. Der Krebs bleibt aber während des Regenerationsprozesses in der Gesamtgröße zurück, weil das Wachstum v o r w i e g e n d am neuzubildenden Organe vor sich geht. Bei den rasch wachsenden jungen Tieren, welche auf das Regenerat viel Ersatzmasse verwenden, tritt sogar eine Verzögerung der Häutung ein. Sie ist um so ausgiebiger, je später nach einer Häutung operiert wurde (Emmel), da vor Verlust einer Gliedmaße auf dieses Ersatzmasse verschwendet worden war (Przibram, 150).

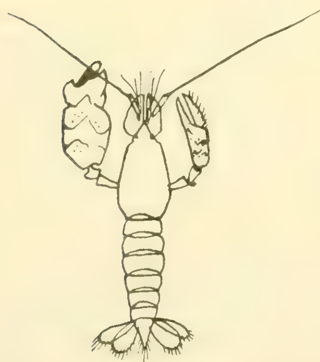


Fig. 21. *Alpheus,* Pistolenkrebschen, von oben, mit großer Knackschere links und kleiner Zwickschere rechts.

Viele Krebse besitzen ein asymmetrisches Scherenpaar. Wird die größere Schere entfernt, so wächst in vielen Fällen, bei dem Pistolenkrebschen *Alpheus* (Fig. 21), dem Maulwurfskrebse *Calianassa*, den Krabben *Carcinus, Portunus* u. a. m., die kleinere Schere zur größeren aus, während an Stelle der größeren eine kleinere regeneriert (Przibram, 147). Diese Scherenumtauschung ist von der nervösen Verbindung unabhängig. Hungern die Versuchstiere während solcher Um-

formungsprozesse, so nehmen sie absolut an Größe ab, obzwar die Scheren an Größe zunehmen, so daß dann die abgeworfenen Häute immer kleiner, statt größer zu werden, die Krebse also förmlich „kleiner wachsen“ können (Przibram, 154).

3) Ein Krebs stellt wirklich ein „Individuum“ in dem Sinne dar, daß er nicht, entzweigeschnitten, zu zwei Tieren würde. Ob die in den Eiern vorkommenden, teilweise verwachsenen Krebszwillinge aus Spaltung oder Verschmelzung hervorgegangen sind, ist nicht bekannt. Zweifellos sind aber die Mehrfachbildungen, welche hauptsächlich an den Scheren vorkommen, auf Regeneration nach Verwundung zurückzuführen. Hierbei erzeugt jede Bruchfläche stets die von ihr distal liegenden Teile, nie die proximalen, unabhängig davon, ob sie distal oder proximal gewendet war.

H. Tracheata.

1) Die tracheenatmenden Gliederfüßer stellen in jeder Beziehung einen weiter differenzierten Zweig der kiemenatmenden dar. Den Abschluß der Reihe bilden die Sechsfüßer oder Insekten. Die bereits bei den höheren Krebsen begonnene Verkürzung des Leibes unter Differenzierung der Körperanhänge und Konzentration des Nervensystemes ist hier weiter durchgeführt, so daß es nicht zwei Segmente mit gleichwertigen Anhängen gibt. Zu den drei gegliederten Beinpaaren kommen zwei Paar Flügel hinzu, die selbst wieder als Vorder- und Hinterflügel verschieden ausgebildet sind. Seltene Abnormitäten, bei welchen an Stelle des normalen Anhanges eines Segmentes ein anderer tritt, befolgen eine ähnliche Regel wie bei den Krebsen: die Fühlerspitze kann durch einen Fuß, der Fuß durch ein Haarbüschel ersetzt sein, der Hinterflügel durch einen Vorderflügel, d. h. das empfindlichere und differenziertere Gebilde durch ein weniger differenziertes, normalerweise einem der nächsten Segmente angehöriges. Nicht wie bei den Krebsen braucht es aber dem unmittelbar folgenden oder überhaupt einem späteren Segmente anzugehören. Außerdem kommen überschüssige Anhänge an ganz falschen Stellen, z. B. ein Fühler an einem Schenkel angewachsen, vor. Diese „Heterotopieen“ sind vielleicht auf embryonale Versprengungen zurückzuführen. Entgegen früheren Anschauungen haben die Regenerationsversuche an Insektenlarven überzeugend nachgewiesen, daß aus bestimmten Regionen der Larve die analogen Teile der Imago hervorgehen, nicht etwa durch eine völlige Veränderung des inneren Baues unter Aktivierung von Reserveanlagen. Werden nämlich an Raupen oder Käferlarven (Fig. 22) Beine oder andere Anhänge entfernt, so treten nach der Verwandlung Regenerate geringerer Größe und Ausbildung auf, falls nicht noch vor der Verwandlung Zeit zum Auftreten von Regeneraten war. Sehr kurz vor der Metamorphose entfernte

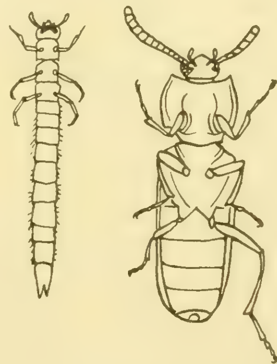


Fig. 22. *Tenebrio,* Mehlkäfer, Larve von unten, daneben rechts Imago von unten mit regeneriertem Fühler und Hinterbein.

Gliedmaßen erscheinen überhaupt nicht mehr (Newport, 136; Chapman, 40; Verson, 193; Tornier, 137; Megušar, 122). Es ist nicht einzusehen, warum dies eintreten sollte, wenn die Organe der Imago aus „Imaginalscheiben" im Innern des Larvenleibes neu entstehen würden. Die Regeneration geht auch nach Entfernung der Geschlechtsdrüsen an jungen Larven vor sich, und hierbei wird wenigstens bei Schmetterlingen kein Einfluß der Abwesenheit primärer Geschlechtsorgane auf die Ausbildung der in Flügelfärbung, Fühlerbildung u. a. zum Ausdrucke kommenden sekundären Geschlechtscharaktere beobachtet (Oudemans, 140; Kopeć, 104; Kellogg, 99; Meysenheimer, 123). Vererbungsversuche an bestimmten Rassen des Harlekinspanners, *Abraxas grossulariata* (Doncaster und Raynor, 57, 58), machen es sehr wahrscheinlich, daß wir es in dem Charakter „männlich" und „weiblich" mit Charakteren zu tun haben, die wie Rassen in einer gemischten Bevölkerung sich verhalten. Hingegen kann bei manchen Insekten, die Generationswechsel besitzen, durch äußere Faktoren bestimmt werden, ob parthenogenetisch sich fortpflanzende „Ammen"-Generationen oder beiderlei Geschlechtstiere produziert werden sollen. Letzteres findet bei Abnahme günstiger Verhältnisse, in der Natur bei unseren Blattläusen z. B. im Herbste, statt.

Zwitter sind bei den Schmetterlingen nicht besonders selten und treten beachtenswerterweise gerade bei Artbastarden häufig auf (Standfuss, 179).

2) Die Tracheaten umfassen in der überwiegenden Mehrheit Formen, die ihr Wachstum mit Erlangung der Geschlechtsreife durch eine mehr oder minder vollständige Metamorphose abschließen. Zu gleicher Zeit ist dann die Regenerationsfähigkeit bis auf Hautdefekte und gelegentlich Flügel erloschen. Bloß die noch am wenigsten differenzierten Formen, nämlich die Tausendfüßer und die Apterygogeneen, eine flügellose Gruppe niederster Insekten, wachsen noch nach der Geschlechtsreife unter Absolvierung fernerer Häutungen ähnlich den Krebsen fort und sind auch imstande, noch als Geschlechtstiere gegliederte Körperanhänge zu regenerieren (Przibram-Werber, 156). Sie machen keine wesentliche Formveränderung während des extraembryonalen Lebens durch. Die Wachstumskurve für alle jene Formen, die mit einer Metamorphose ihre definitive Größe erlangen, steigt zunächst immer steiler an, um dann fast plötzlich in die Horizontale überzugehen. Innerhalb dieses Verlaufes erfährt die Masse Hand in Hand mit den Häutungen periodische Abnahmen, welche die Kurve aus S-förmigen Stücken zusammengesetzt erscheinen lassen. Am besten ist der Seidenspinner untersucht (Luciani und Monaco, 119). Aehnliche Resultate ergeben auch Gottesanbeterinnen, Mantiden. Infolge des bestimmten Punktes für den Wachstumsstillstand ließ sich an diesen Fangheuschrecken das Problem lösen, ob nach Verlusten von Gliedmaßen das Eintreten der Häutungen bloß verschoben, oder ob das frühe Eintreten der folgenden Häutung mit einer absoluten Vermehrung der Häutungen verknüpft sei. Letzteres ist der Fall (Fig. 23; Przibram, 155). Bei der Neubildung verlorener Teile sind zahlreiche Kompensationen beobachtet worden, die nicht direkt betroffene Körperteile leisten: so Reduktion des Flügels am Mehlkäfer, *Tenebrio*, nach Amputation des Hinterbeines der Gegenseite, des einen Kiefers von Wasserkäfer-(*Hydrophilus*-)Larven nach Entfernung des anderen (Megušar, 122), der Trachealkiemen an einer Hinterleibsseite der Eintagsfliegen, *Epheme-*

riden, nach Abschnitt der gegenständigen (Hübner, 89). Vielfach treten in jenen Fällen, die zu keiner Regeneration mehr führen, kompensatorische Streckungen der noch verbliebenen Gliedmaßenstümpfe auf, so bei den Fühlern der Collembolen und den Tarsalgliedern des Weberknechtes. Der verletzte Teil kann eine Umformung zu einer verkleinerten Ganzbildung erleiden, wie bei dem Hüftgliede der Mantiden- und bei dem Flügel der Heupferdlarven.

3) Obzwar des Kopfes beraubte Insekten und mitten entzweigeschnittene Tausendfüßer noch längere Zeit am Leben bleiben können, so scheinen doch nur die mit Kopf versehenen Hälften der letzteren zu regenererieren, so daß zwei Exemplare nicht aus einem hervorgehen. Wie bei den Krebsen treten bei den Insekten nicht selten als Folge von Verletzungen Mehrfachbildungen an Extremitäten auf, die ganz ähnlichen Regeln wie bei jenen folgen. Auf dem Stadium der wenig beweglichen Puppe lassen sich die Lepidopteren zerschneiden

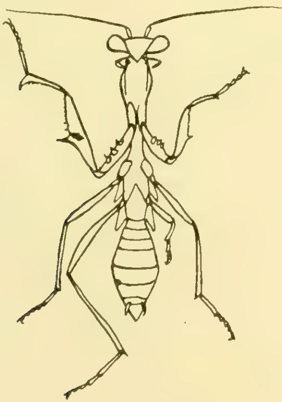


Fig. 23.

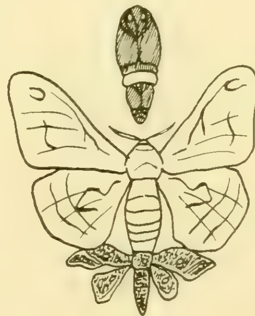


Fig. 24.

Fig. 23. *Sphodromantis bioculata*, Nymphe von unten mit regenerierendem Vorder- und Hinterbein.

Fig. 24. *Saturnia*-Puppen, aneinander mit Paraffin befestigt, darunter der ausschlüpfende „Tandem"-Schmetterling.

und zu neuen, auch aus zwei verschiedenen Arten bestehenden Schmetterlingen zusammenfügen, die sogar ausschlüpfen können (Crampton, 54; Fig. 24). In der Form üben die Komponenten keinen Einfluß aufeinander aus. (Die vereinzelt vorkommende Annahme der Farbe eines größeren Pfropfstockes durch ein kleines Pfropfstück dürfte auf einem rein mechanischen Eindringen des flüssigen Farbstoffes oder Farbstoffbildners beruhen.)

II. Wirbeltiere.

A. Pisces.

1) Die Wirbeltiere zerfallen in die zwei Unterabteilungen der Anamnia und Amniota. Diese auf die verschiedene Beschaffenheit der Eihäute bezügliche Einteilung findet eine Parallele im chemischen Verhalten des Muskelplasmas. Während dieses bei den Anamniern,

Fischen und Amphibien, Myoproteïd enthält, fehlt dieser Stoff dem Muskelplasma der Amnioten, Reptilien, Vögel und Säugetiere, und gleiches gilt für das lösliche Myogenfibrin im lebenden Tiere (FÜRTH, 73; PRZIBRAM, 148). Alle Wirbeltiere sind durch den Besitz von Myogen vor den Wirbellosen ausgezeichnet; ihren Namen verdanken sie der innerlichen, gegliederten Wirbelsäule. Auch die Körperanhänge weisen innere, aus Skelettsubstanzen gebildete Gliederreihen auf. Die Ablagerung bedeutender Mengen phosphorsauren Kalkes findet seine Erklärung in der Löslichkeitssteigerung, welche solche Salze bei Anwesenheit von Eiweißstoffen erfahren; mit dem Verschwinden der letzteren Stoffe aus den zu Ende differenzierten Zellen fällt notwendigerweise der Ueberschuß an solchen Salzen wieder aus (PAULI, 141).

Die Fische zeigen in ihren niedrigsten Formen oftmals an Stelle von Knochen Knorpelsubstanz, so bei den Haifischen oder Selachiern. Ausschaltung der Muskulatur an Embryonen verhindert nicht die Ausbildung der Skelettstäbe. Hingegen brauchen manche Skelettstäbe, den „sekundären Basalia“ der Flossen zugehörig, zu ihrer Differenzierung die Anwesenheit gewisser anderer, dem „primären Basale“ angehöriger Radialstäbe (BRAUS, 40).

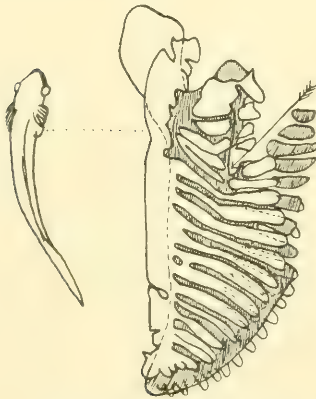


Fig. 25. *Pristiurus*, ein Selachier, Embryo, daneben rechts durchschnittene Vorderextremität, Skelet schraffiert, wuchs an der durch Pfeil bezeichneten Stelle ununterbrochen trotz Zerteilung der weiß gezeichneten ventralen Muskulatur.

Durch Radiumbehandlung kann das Nervensystem zerstört werden, aber trotzdem geht die Entwicklung anderer Teile weiter vor sich (TUR, 191). Bei Knorpel- oder Knochenfischen ist nach Durchtrennung des „Randwulstes“, welcher die Keimscheibe mit der Dotterkugel des Eies verbindet, der Verschluß des Embryo nicht verhindert, so daß die Annahme einer Formbildung durch beiderseitige Umwachsung des Dotters mit nachträglicher „Konkreszenz“ der halben Seiten nicht mehr viel Wahrscheinlichkeit für sich hat. Die Gleichgültigkeit des Dotters bei den Fischeiern für die definitive Form ist durch Ablassen eines großen Teiles bewiesen; ungleich dem „Dotterlappen“ der Mollusken erweist er sich zur Ausbildung einer, wenn auch verkleinerten, Ganzform nicht notwendig (MORGAN, 126). Versuche mit eingesteckten Glasnadeln als Marken haben erkennen lassen, aus welchen Regionen des Eies die späteren Pole des Fisches hervorgehen. Der Kopf kommt an den animalen Pol des Eies zu liegen (SUMNER, 182). *Amia calva* hat im Gegensatze zu den meisten echten Fischen holoblastische Furchung, d. h. das ganze Eimaterial wird ohne Dotterrest in Furchungskugeln zerlegt. Bei diesen Eiern ist der vegetative, zur Anheftung an Wasserpflanzen dienende Pol dunkler, der freie animale heller. Diese Schichtung des Eies ist bereits vor der Besamung vorhanden und von der Schwerkraft unabhängig.

Knochenfische regenerieren nicht nur als Embryonen, sondern auch noch als ausgebildete Tiere abgerissene oder abgeschnittene Flossen. In sehr jugendlichem Alter, bei den Büschelkiemern auch

noch später, werden Verluste des Hinterleibsendes, die mehr als die Schwanzflosse begreifen, auch ausgeglichen. Hierbei wächst der distalste Teil, nämlich die Schwanzflosse, zuerst, so daß eine Reihe von Wirbeln übersprungen erscheinen und auf diese Art „verkürzte“ Fische entstehen (DUNCKER, 66; Fig. 26).

2) Die Fische wachsen noch nach Erlangung der definitiven Gestalt und der Geschlechtsreife fort. Es erscheint fraglich, ob es bei ihnen überhaupt ein Sistieren des Wachstums gibt, wenn man die riesigen Exemplare in Betracht zieht, welche ab und zu und infolge des Abfischens immer seltener gefangen werden.

Die Gewichtskurve zeigt beim Karpfen bis zu $2^1/_2$ Jahren eine stets zunehmende Steilheit (REUSS, 159), die Längenkurve weist bei der Scholle, *Pleuronectes*, für gleiche Zeiten annähernd gleiche Zunahmen auf, wie sich aus den von der Internationalen Meeresforschung im South-Kensingtonmuseum ausgestellten Exemplaren ergibt. Das Längenwachstum des Lachses, *Salmo*, zeigt bis ungefähr 15 Monate zunehmende, dann bis 30 Monate schwach abnehmende Steilheit (COSTA, 53); einen ähnlichen Verlauf weist die Fettvermehrung des Karpfens bis 17, resp. 29 Monate auf (REUSS, 159).

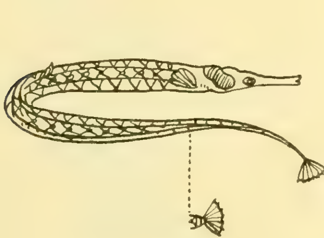


Fig. 26.

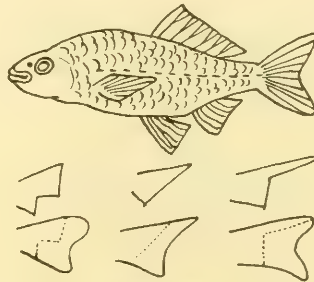


Fig. 27.

Fig. 26. *Syngnathus acus*, darunter verkürztes Schwanzregenerat.
Fig. 27. *Cyprinus auratus*, Goldfisch, darunter drei Schnittführungen an der Schwanzflosse und ganz unten die daranschließenden Regenerate.

Die größte Wachstumsgeschwindigkeit scheint die regenerierende Schwanzflosse aufzuweisen, während andere Flossen langsamer nachwachsen. Verschiedene Ausschnitte an bestimmt geformten Schwanzflossen zeigen ein verschieden schnelles Wachstum der einzelnen Flossenstrahlen, deren Zusammenwirken wieder die ursprüngliche Konfiguration des Schwanzabschlusses ergibt (Fig. 27; MORGAN, 129). Eine kompensatorische Streckung und Verwachsen zeigen Rücken- und Afterflossen großer Stücke des Hinterleibes beraubter Jungfische. Es wird auf diese Art die Schwanzflosse, welche nicht mehr regeneriert, durch Zusammenfließen der benachbarten Flossen ersetzt (NUSBAUM, 137).

3) Noch weniger als umfangreichere Abschnitte des Hinterendes werden Köpfe durch die Fische wiedererzeugt. Obzwar die Neunaugen oder Cyclostomen noch, in der Mitte entzweigeschnitten, viele Tage am Leben bleiben, so sterben sie doch ohne Ergänzung ab. Lediglich aus den Eiern der Fische können noch je zwei Individuen erhalten werden. Das beste Mittel hierzu ist die Anwendung plötz-

licher Verdünnung der Aufenthaltsflüssigkeit nach vorhergegangenem Aufenthalte in dichterem Medium. Es zerfallen dann oft die Eier völlig in die beiden ersten Blastomeren, deren jede eine vollkommene verkleinerte Ganzbildung liefert. In der Natur findet dies beim Neunauge gegen das Ende der Brutzeit statt, wenn die stark eingedickten Inhalte der Geschlechtswege plötzlich in das Flußwasser gelangen. Künstlich kann dieses Verhältnis durch vorübergehenden Aufenthalt der Eier in Salz- oder Zuckerlösungen vom osmotischen Drucke einer 1-proz. Kochsalzlösung nachgeahmt werden (Bataillon, 33). Bei den Zwillingen kommen Verschmelzungen vor.

B. Amphibia.

1) Im Gegensatze zu den auf das Wasser gänzlich angewiesenen Fischen sind die meisten Lurche im Besitze von Luftatmungsorganen und 4 innerlich gegliederten Beinen, welche eine Fortbewegung auch auf dem Lande gestatten. Im Zusammenhange mit ihrer „amphibischen" Lebensweise dürfte die plastische Beschaffenheit der Organe stehen, welche sie zu einem sehr günstigen Objekte für morphogenetische Probleme machen. Die Schwanzlurche vermögen noch im entwickelten Zustande Beine und Schwanz, Augen und Kiefer, Lungen und Milz zu regenerieren (Fig. 28). Von der Milz muß ein kleiner Rest zu-



Fig. 28.



Fig. 29.

Fig. 28. *Salamandra maculosa,* Feuersalamander, von unten teilweise geöffnet, um die rechte Lunge in Regeneration zu zeigen.

Fig. 29. *Triton cristatus,* Wassermolch, mit fünfter Extremität, die aus einer dem linken Hinterbein entnommenen Kniepartie gewachsen ist.

rückgeblieben sein (Daiber, 56), aber die Lungen regenerieren auch aus der Trachea. Wurden sie nur halb entfernt, so trat bloß Regeneration ein, wenn das offene Ende zugebunden wurde; blieb es offen, so wurde kein Sackabschluß neugebildet (Muftič, 135). Die Augen regenerierten bloß, wenn sie nicht vollständig entfernt worden waren. Sorgfältig exartikulierte Knochen wurden nicht mehr regeneriert. Hingegen hindert nach den neuesten Untersuchungen selbst die Exstirpation des Beines samt den zugehörigen Beckenknochen nicht seine Wiedererzeugung. Auch nach beiderseitiger Ausführung dieser Operation treten Regenerate auf. Wird ein Bein im Oberschenkel

und im Unterschenkel durchtrennt und an eine beliebige Stelle unter die Oberhaut transplantiert, so regeneriert es in distaler Richtung einen Fuß, ohne sensibel oder motorisch funktionierende Nerven zu besitzen (Fig. 29; Kurz, 106). Diese Unabhängigkeit der Entwicklung steht im Einklang mit dem analogen Verhalten transplantierter Teile von Embryonen bei Froschlurchen. Wird eine Beinanlage einer jungen Kaulquappe an einen für sie anormalen Ort gebracht, so entwickelt sie sich dennoch zu einem Vorder- oder Hinterbeine, je nachdem ob sie sich am normalen Orte zu einem Vorder- oder Hinterbeine entwickelt hätte. Sie kann dabei eine nervöse Verbindung mit dem Zentralnervensystem gewinnen. Daß eine solche aber zur Formbildung nicht notwendig ist, erweisen weitere Versuche mit Anlagen, die sogenannten „aneurogenen“ Embryonen entnommen wurden und nie Nerven entwickeln (Braus, 39). „Aneurogene“ Kaulquappen werden durch Ausschnitt der Rückenpartie junger Embryonen erhalten, wodurch die ganze Rückenmarksanlage entfernt wird. Solche Embryonen entwickeln die Muskulatur der Myotome und Hinterbeine wie normale. Man hat es auch, je nach Führung der Operationsschnitte, in der Hand, entweder bloß die Achsenzylinder der motorischen Nerven oder bloß die Schwannschen Scheiden mit den sensiblen Nerven auswachsen zu lassen (Harrison, 81). Eine ähnliche Unabhängigkeit weisen die meisten übrigen Organe auf. Nach Entnahme der Ohranlage entwickelt diese sich nicht wieder, mit ihr fällt nur die Ohrbeule aus (Streeter, 181). Der Augenbecher kann sich unabhängig vom Gehirn ausbilden (King, 102), wie sich übrigens Kaulquappen nach Entfernung des Gehirns weiterentwickeln (Schaper, 167). Selbst das Perforationsloch, durch welches die Vorderbeine der Anuren vor Abschluß der Metamorphose hervorkommen, bildet sich, wenn auch die Extremitätenanlage vorher entfernt worden war, also kein Bein die Durchstoßung vornehmen konnte (Braus, 41). Aehnlich verhalten sich die Urodelenembryonen. Hier ist aber eine deutliche Abhängigkeit der Linsenbildung von der Erreichung der Epidermis durch den regenerierenden Augenbecher. Es scheint, daß die Oberhaut eine Umbildung zur Linsenbeschaffenheit erhält. Aehnlich ist es mit der Cornea (Lewis, 112). Bei Regeneration nach Linsenextraktion an bereits entwickelten Molchen bildet sich die Linse nicht wie bei der primären Entwicklung aus der Epidermis, sondern aus dem oberen Irisrande (Wolff, 206), eine Möglichkeit, die in der Entstehung der Linse als „abhängige“ Differenzierung gegeben sein dürfte.

Die Gliedmaßenregeneration ist wieder analog ihrer primären Entwicklung von der nervösen Verbindung in hohem Grade unabhängig, was die Qualität der Form anbelangt. Wie weit lassen sich nun die einzelnen sich selbst differenzierenden Körperteile in der Embryonalentwicklung zurückverfolgen? Eiversuche hatten zunächst bei Fröschen den Anschein erweckt, als ob bereits die ersten vier Furchungszellen stets nur die betreffenden vorderen, hinteren, rechten und linken Viertel erzeugen könnten, da bei Abtötung einer oder zweier Zellen entsprechende Defektembryonen entstanden (Roux, 164). Spätere Versuche haben aber eine Umordnungsfähigkeit der beiden ersten Blastomeren zur Anschauung gebracht. Deutliche Ergebnisse lieferten die Schwanzlurche. Nach Durchschnürung auf dem Zweizellenstadium erhält man entweder zwei halbgroße, aber ganzgeformte Embryonen, oder zwei verschiedene Gebilde, deren eines nicht entwicklungsfähig ist

(Endres, 69; Herlitzka, 88). Wird auf dem Zweizellenstadium nicht völlig durchgeschnürt, sondern nur durch den Faden die Lage der ersten Furche fixiert, so ergibt sich die Aufklärung der zwei verschiedenen Fälle infolge der verschiedenen Lage der ersten Furche zur Organkonstellation. Scheidet die erste Furche Rechts und Links und wird später ganz durchgeschnürt, so erhält man zwei Ganzembryonen, scheidet sie aber dorsale und ventrale Fläche, so ist bloß der dorsale Teil imstande, den Embryo zu bilden, während der ventrale nach vollendeter Gastrulation stehenbleibt; er ist weder imstande, Medullarplatte, noch Chorda hervorzubringen (Spemann, 178).

2) Die Amphibien setzen ihr Wachstum nach der Verwandlung und auch über die Geschlechtsreife hinaus fort. Nicht nur die Größe der Wachstumszunahme in gleicher Zeit schwankt bedeutend mit äußeren Faktoren, sondern auch das Stadium, auf welchem die Geburt, und die Zeit, zu der die Metamorphose und Geschlechtsreife eintreten. Beim Feuersalamander können die Jungen noch von einer Eihülle umgeben oder als Larven verschiedenen Stadiums oder schon als metamorphosierte Tiere erhalten werden. In der Larvenform tritt z. B. beim Axolotl Geschlechtsreife ein, die Größe der geschlechtsreifen Tiere entspricht aber bei dieser sogenannten „Neotenie" bereits jener der verwandelten Form. Neotenische Tritonen- und Salamanderlarven regenerieren ebenso schlecht wie die gleichalterigen verwandelten Lurche derselben Arten, während junge Larven bedeutend rascher regenerieren. Bei den Quappen der Frösche erlischt die Regeneration verhältnismäßig früh. Eine einseitige Amputation ihrer Hinterbeine hat einen früheren Durchbruch der Vorderextremität auf der Verletzungsseite zur Folge, falls die Wunde noch in Heilung und Regeneration begriffen, hingegen auf der Gegenseite, falls die Regeneration schon beendet war, ehe die normale Zeit des Durchbruches herankam (Kammerer, 96).

Bei Regeneration sind Korrelationen in der Weise häufig anzutreffen, daß Farbe oder Form eines bereits ausdifferenziert gewesenen Teiles in der Nähe von Regeneraten zunächst rückgebildet wird, so die braune Farbe des Kehlsackes männlicher Laubfrösche oder die Zacken an Kammstücken männlicher Tritonen (Kammerer, 96).



Fig. 30. *Rana*-Kaulquappen von zwei verschiedenen Arten vereinigt und darunter der resultierende Frosch.

3) Auf regenerierenden Stadien können durch Einschnitte mehrfache Beine erzielt werden (Tornier, 188, 190), die auch aus proximalen Schnittflächen erwachsen und bei Berührung mit einander verschmelzen.

Aus einem Tritonei können, wie erwähnt, zwei vollkommen entwickelte Larven erhalten werden. Bei Froscheiern gelingt es, doppelköpfige Embryonen durch Umkehr und Fixierung der Eier während des Furchungsprozesses zu erzeugen, indem der absinkende schwere Dotter, welcher normalerweise stets das Ei gleich einem Bleistück der sogenannten „Männchen-steh-auf" zur Erde orientiert, das eigentliche Bildungsplasma in zwei Entwicklungszentren teilt (s. Schultze, 173). Die Verschmelzung von Lurchembryonen auch verschiedener Arten gelingt auf frühen Stadien unschwer in allen möglichen Kombinationen, wobei alle Stücke stets ihre Speciescharaktere beibehalten

und trotz der Vereinigung ähnlicher Gewebe an den Berührungsflächen doch in ihren Komponenten im großen ganzen das ausbilden, was jede Komponente normalerweise gebildet hätte (Born, 35; Harrison, 80; Fig. 30). Beim Lebendiggebären der Salamander verschmelzen mehrere Eier, um anderen zur Nahrung zu gereichen. Diese bevorzugten Embryonen kommen dann schon in bedeutender Größe zur Welt.

C. Reptilia.

1) Die Kriechtiere sind durch die Schuppen und Schilder der Haut auffallende Amnioten. Obzwar ihre Temperatur nicht wesentlich über die der Umgebung sich erhöht, entbehrt doch ihr Muskelplasma im Gegensatz zu dem der ebenfalls kaltblütigen Anamnier des löslichen Myogenfibrins im lebenden Zustande, einer Substanz, die bereits bei 35^0 koaguliert und daher bei den Warmblütern überhaupt nicht während des Lebens vorhanden sein könnte. Die Regenerationsfähigkeit ist auch mehr derjenigen der übrigen Amnioten entsprechend, als der der Lurche und Fische. Bloß Linse, Schwanz und Kiefer, also die äußersten Spitzen der Hauptachse, können noch als geformte Gebilde wiedererzeugt werden. Doch tritt an Stelle der Knochensubstanz wenigstens am Anfange der Wiederbildungsprozesse Knorpel und Bindegewebe. Am eingehendsten ist die Regeneration des Eidechsenschwanzes untersucht worden. Die Untersuchungen gipfeln in der Analogie zwischen dem ganzen nachwachsenden Schwanze mit dem an der Spitze des normalen Schwanzes in vielen Arten noch nachweisbaren mehr embryonalen Zustande. Das im Innern mit einem ungegliederten Knorpelstabe, äußerlich mit vergrößerten Granulaschuppen bedeckte Regenerat (Fig. 31) läßt sich als eine Schwanzspitze auffassen, die infolge der Ernährung von einer unverhältnismäßig breiten Basis aus einen bedeutenden Umfang erhält (Tornier, 186). Diese Anschauung gestattet es, die in den Schuppen auftretenden, früher für „Atavismus" erklärten Anklänge an minder differenzierte Arten als vergrößerte Jugendformen zu erklären, die bei verwandten Arten einander ähnlicher sind als die ausdifferenzierten alten Schuppen. Diese ganze Betrachtungsweise erhält auch in der ersten Anlage des Regenerates eine Bestätigung, indem bloß von den Hautpartien die basalen Teile, von dem Knorpelrohre aber zuerst die äußerste Spitze gebildet wird. Ob nicht bei weiterer Entwicklung die Wirbel zwischen Spitze und dem Ende der normalen Wirbelsäule ebenso wie die normale Beschuppungsart wieder ausgebildet werden, ist nicht sicher festgestellt, obzwar die Auffindung knorpeliger Wirbelbogen bei älteren Schwanzregeneraten dafür zu sprechen scheint.

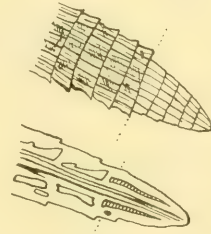


Fig. 31. *Lacerta agilis*, Zauneidechse, Schwanz in Regeneration, darunter Längsschnitt, schraffiert der Knorpelstab.

Beine werden bei den Reptilien nicht regeneriert. Versuche an Embryonen sind wegen der lederartigen Eihaut schwer durchführbar. Von Interesse sind Untersuchungen über den Wechsel in den chemischen Substanzen des Schlangeneies während seiner Entwicklung im Ovar bis zur Reife. Der Wassergehalt sinkt sehr bedeutend, während der

Fettgehalt zunimmt. Die hierdurch gegebene Speicherung chemischer Energie ist für die folgende Entwicklungsperiode des Embryos, während welcher der Wassergehalt bei den bisher untersuchten Tierformen zunächst stark ansteigt, wichtig. Mit der Abnahme des Wassergehaltes geht auch eine Zunahme des Metallbestandes im Schlangenei vor sich. Mit einer Verdoppelung der Eigröße wird der Prozentgehalt an Eisen verzehnfacht. Diese Aufspeicherung der Metalle ist für den Schlangenembryo um so notwendiger, als er nach der Eiablage weder von der Mutter, wie etwa die Säugetiere durch die Milch, noch vom äußeren Medium, wie etwa die Seeigeleier aus dem Meerwasser, sich solche Stoffe zu verschaffen imstande ist. Aehnliche Zahlen liefert die Phosphorbestimmung (Sommer und Wetzel, 175).

2) Kein Reptil zeigt eine Metamorphose. Alle wachsen wohl noch nach Erlangung der Geschlechtsreife weiter. Doch ist das Wachstum überhaupt oft äußerst langsam, wie z. B. bei Nattern, und dann ist auch die Schwanzregeneration eine geringe (Kammerer, 98).

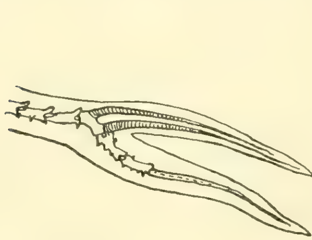


Fig. 32.

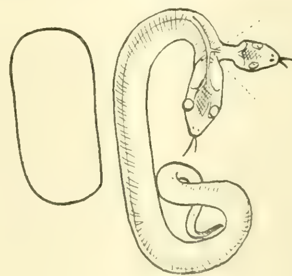


Fig. 33.

Fig. 32. *Lacerta vivipara,* Schwanz mit Bruch-Dreifachbildung.
Fig. 33. Schlangenei, daneben rechts doppelköpfige Schlange.

3) Der völlig abgetrennte Echsenschwanz führt noch längere Zeit Bewegungen aus, ohne jedoch irgend etwas zu reproduzieren. Anders, wenn er noch durch eine schmale Gewebspartie mit dem Tiere verbunden bleibt. Dann sproßt an seiner basalen Wundfläche eine neue Spitze hervor, obwohl diese Fläche nach dem Tiere zu proximal gerichtet ist. Ist außerdem auch eine neue Schwanzspitze aus der distal gerichteten Bruchfläche entsproßt, so entstehen die Eidechsen mit mehrfachen Schwanzspitzen, welche in der Natur nicht selten anzutreffen sind (Fig. 32). Die Entstehungsursache der doppelköpfigen Reptilien ist in einem als Embryo erlittenen Bruche der Wirbelsäule im Nacken zu suchen (Tornier, 188). Ihre relativ große Häufigkeit bei Schlangen hängt gewiß mit der sehr gestreckten Gestalt zusammen, die namentlich in der gekrümmten Lage des Embryos schon bei verhältnismäßig geringer Zugbeanspruchung im Scheitel zu einem Einrisse führen kann (Fig. 33).

D. Aves.

1) Die Vögel bilden eine äußerst differenzierte, durch die Umwandlung der vorderen Extremitäten in Flügel und andere Anpassungen an das Flugleben charakterisierte Gruppe der warmblütigen Wirbeltiere. Das Regenerationsvermögen ist außer an der Haut nur

bei den Federn und am Schnabel ausgesprochen, Körperteile, die im Laufe des Lebens fortdauernder Erneuerung unterliegen. Die Federn werden periodisch bei der „Mauser“ gewechselt. Werden bei Tauben vor der Zeit Federn ausgerissen, so regenerieren sie; abgeschnittene ersetzen sich nicht. Wird an den Flügeln Neuroparalyse ausgeführt, indem zwischen Schulter und Wirbelsäule ein Hautabschnitt gemacht, das Schulterblatt vom Brustkorbe von hinten her losgelöst, und der freigelegte Plexus axillaris durchschnitten wird, so tritt dennoch Regeneration ausgezogener Flügelfedern ein (Samuel, 166). Der ganze Unterschied liegt in dem Bestehenbleiben der Hornscheide der jungen Federn, weil die paralysierten Vögel die zu ihrer Beseitigung notwendige Einölung des Gefieders nicht besorgen können. Der Schnabel unterliegt bei manchen, namentlich kletternden Vögeln infolge seiner bedeutenden Abnutzung normalerweise rascher Erneuerung. Solche Vögel, wie Papageien und Spechte, regnerieren nach Abbruch rasch; aber auch solche Arten, die in der Natur nicht oft in eine solche Lage kommen, wie Schwimmvögel, vermögen in jugendlichem Alter entfernte Schnabelspitzen völlig neuzubilden. Ist die Amputation bei der Gans nahe am Nasenloche erfolgt, so bleibt die Zunge längere Zeit unbedeckt und bekleidet sich mit einer hornartigen, gerieften Haut (Fig. 34; Werber, 197). Beim Fehlen eines Kiefers oder bei Abbiegung desselben aus seiner normalen Lage erfährt der andere oder jeder der Kiefer nicht die notwendige Abnutzung. Da trotzdem das Wachstum immer vor sich geht, so erhalten diese Kiefer abenteuerlich verlängerte Formen. Wahrscheinlich ist die Ueberkreuzung der Spitzen beim Kreuzschnabel, *Loxia curvirostris*, auf einen ähnlichen Umstand zurückzuführen. Dieser Vogel nährt sich von den harten Tannenzapfen, und bei der Bearbeitung derselben dürfte er nicht imstande sein, die zartere Spitze zu gebrauchen, sondern muß mit der derberen Schneide beißen. Die Härte der Zapfen mag nun im allgemeinen ein Abrutschen der Schneiden und damit ein leeres Arbeiten der Spitzen veranlassen, die nun auswachsen wie bei anderen Arten durch einen Unfall verbogene. Die Jungen der Kreuzschnäbel haben noch gerade Schnäbel. Mit der Ernährungsart werden auch wohl in direktem Zusammenhange die übrigen, ungewöhnlichen Schnabelformen stehen. Bei anderen jetzt vorhandenen Anpassungen ist kein direkter Einfluß des einwirkenden Faktors mehr zu erkennen. So ist die Saatkrähe durch einen an der Basis kahlen Schnabel ausgezeichnet (Fig. 35); sie gebraucht ihn im Gegensatze zu den übrigen Rabenvögeln, um in der Erde zu graben. Die jungen Saatkrähen haben noch den Federnbesatz an der Basis des Schnabels. Sie verlieren ihn aber auch dann, wenn ihnen alle Gelegenheit zum Graben oder son-



Fig. 34.



Fig. 35.

Fig. 34. *Anser*, Gans, langsam regenerierender Schnabel und Verhornung namentlich der seitlichen Zungenränder, von vorn.

Fig. 35. *Corvus frugilegus*, Saatkrähe, Kopf mit dem an der Basis nackten Schnabel.

stigem starken Abwetzen benommen worden ist (HAACKE, 78). Es ist übrigens noch nicht untersucht worden, ob die jungen Kreuzschnäbel bei weicher Nahrung dennoch gekreuzte Schnäbel bekommen.

Die Embryonen der Vögel vermögen noch Schwanzpartien und Augenteile zu regenerieren. Durch Lackieren eines Teiles der Schale des Hühnereies können, ebenso wie durch erhöhte Temperatur und andere Mittel, Monstrositäten zustande kommen, denen einzelne Körperabschnitte fehlen, ohne daß die Ausbildung der anderen deshalb unterblieben wäre. Nach Abhebung eines kleinen, über der Keimscheibe (Fig. 36) ausgewählten Schalenstückes und Anstich zur Primitivrinne bestimmt gelagerter Punkte ließ sich nachweisen, daß die vorderen Körperabschnitte nicht der Primitivrinne selbst, sondern einer vor ihr gelegenen Region ihre Entstehung verdanken (PEEBLES, 142). Das Vogelei weist von vornherein eine ganz bestimmte Orientierung auf, die durch Drehung innerhalb der Eihüllen bei Veränderung der Lage des ganzen Eies zur Schwerkraft stets automatisch wiedereingestellt wird. Der Embryo entwickelt sich in der kurzen Achse des Eies.

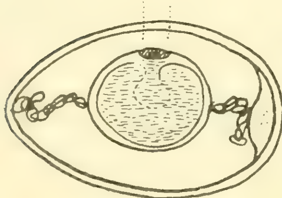


Fig. 36. *Gallus*, Hühnerei, schematischer Durchschnitt; schwarz die Keimscheibe.

2) Die Entwicklungsgeschwindigkeit des Hühnchens im Ei ist im wesentlichen von der Temperatur abhängig, sie ist bei 40° C etwa doppelt so groß wie bei 34° (FÉRÉ, 71).

Mit dem Ausschlüpfen aus dem Ei ist die Organdifferenzierung mit Ausnahme des Haarkleides und der Geschlechtscharaktere im wesentlichen beendet; es findet dann bis zur Geschlechtsreife Wachstum statt, inwieweit noch darüber hinaus, scheint nicht genügend bekannt zu sein, da über die Wachstumsgeschwindigkeit keine guten Daten vorliegen. Die Regenerationsgeschwindigkeit ausgerissener Federn ist größer, wenn mehrere nebeneinander, als wenn bloß eine ausgezogen worden war.

3) Doppelbildungen des Kopfes sind an Vogelembryonen nicht sehr selten; sie konnten an Hühnereiern durch Lackieren eines Teiles der Schale hervorgerufen werden (GERLACH, 74). Oefters finden sich zwei Dotter in einem Ei oder auf einem Dotter mehrere Keimscheiben. Im weiteren Entwicklungsverlaufe gehen sie verschiedenartige Verschmelzungen ein.

Eine eigenartige Transplantation ist mit dem Ovarium von Hühnern vorgenommen worden. Es wurde einem Weibchen einer Rasse bestimmter Farbe im jugendlichen Zustande entnommen und in ein analoges Weibchen einer andersfarbigen Rasse implantiert. Dieses Ovarium begann mit Eintritt der Geschlechtsreife normal zu funktionieren. Die operierten Hühner wurden nun mit Hähnen jener Rasse, der ihr neues Ovarium angehörte, belegt, und es sollen trotzdem einige der Jungen Charaktere der „Tragamme" aufgewiesen haben (GUTHRIE, 77). Leider waren die einzelnen Hühner nicht auf Rassereinheit kontrolliert, so daß wahrscheinlich dieser Schluß unberechtigt ist.

E. Mammalia.

1) Die Säugetiere sind äußeren Einflüssen gegenüber sehr schwer zugänglich; sie entwickeln sich im Mutterleibe unter konstanten Bedingungen und sind mit einer Organisation ausgerüstet, die sie von äußeren Temperatur-, Flüssigkeits-, osmotischen Druck- und anderen Verhältnissen innerhalb weiter Grenzen, jedoch nicht völlig unabhängig macht. Die Formbildung muß daher bei ihnen von vornherein wesentlich in der Beschaffenheit ihrer Keimprodukte selbst gesucht werden, zumal nachgewiesen wurde, daß die befruchteten Eier einer Kaninchenart, in eine andere transplantiert, von der „Tragamme" in keiner Weise verändert wurden (Heape, 83). Die Blutzufuhr ist also — ebenso wie die Milch — entgegen den alten Behauptungen für die Formbildung nicht maßgebend. Dennoch ist das Blut bei verschiedenen Species verschieden in dem Sinne, daß es gegenüber fremdem Blute verschieden reagiert als gegenüber gleichartigem. Auf die Einzelheiten der Serologie kann hier nicht eingegangen werden. Wichtig ist aber der Hinweis auf die chemische Verschiedenheit der Blutsera verschiedener Tiere. Auch die verschiedene Kristallform des Blutfarbstoffes von Säugetierarten (Huppert, 90; Robert, 103) weist auf eine solche hin. Von Formbildungen, die durch äußere Faktoren modifiziert werden, wären die Schwielenbildungen, die Dicke des Haarkleides, der Eintritt der Geschlechtsreife anzuführen. Die Form des Kopfes neugeborener Kinder ist durch verschiedene Drucklage direkt veränderlich. Es konnte bei Zwillingen durch verschiedene Härte des Kopfpolsters der eine zu einem Langkopf, der andere zu einem Kurzkopf erzogen werden, obzwar sie von Anfang an eher die entgegengesetzte Tendenz gehabt hatten (Walcher, 196). Wesentliche Veränderungen an den sekundären Geschlechtscharakteren bringt die Entfernung der Zeugungsorgane mit sich. Bekannt ist die mehr den Weibchen ähnelnde Form der männlichen Kastraten, Schöpsen, Ochsen u. s. f. Doch ist es fraglich, ob hierin wirklich weibliche Charaktere und nicht eher bloß infantile zu erblicken sind. Bei sterilen Weibchen nach Erkrankung der Keimdrüse oder im Alter treten männliche Charaktere auf, Bärte, beim Reh Geweihansätze, doch sind weibliche Kastrate den männlichen Kastraten ähnlicher als dem ausgebildeten Männchen (Tandler, 184). In einer sonderbaren Korrelation stehen die Geschlechtsorgane der Hirsche zur Geweihbildung. Nach bestimmten Verletzungen der männlichen „Geschlechtsteile treten bestimmte Verbildungen des Geweihes, Perücken", oder dessen Verlust, auf und die periodische „Hornung" unterbleibt.

Die Regeneration nach Verletzungen ist bei den Säugetieren auf Gewebsdefekte beschränkt. Ganze Knochenglieder können nicht ersetzt werden. Im primären Wachstum werden die einzelnen Knochenanlagen nicht wie bei den Urodelen aus Knorpelstäben abgegliedert, sondern als getrennte Knochenherde angelegt, die dann nach beiden Richtungen unter konzentrischer Verdickung weiterwachsen, und an den Epiphysen zusammenstoßend die Gelenkrollen ausbilden. Die Knochenstruktur steht in Abhängigkeit von der Druck- und Zugbeanspruchung. Bei schief geheilten Brüchen ändert sich die Struktur konform der neuen Beanspruchung; auch können neue Gelenkflächen durch Abnützung zustande kommen.

2) Die Säugetiere wachsen bis zur Geschlechtsreife und noch darüber hinaus, bleiben aber endlich auf einer bestimmten, haupt-

sächlich auf erbliche Anlage zurückzuführenden Größe stehen. Die Wachstumskurve des Menschen sowohl für Länge wie für Gewicht steigt bis zum 5. Monat des Foetus immer steiler an, vermindert die Steilheit etwas bis zu einem Jahre, verändert ihre Steilheit dann erst wieder mit dem 11. Jahre, von wo an dieselbe etwas stärker ansteigt, um bald nach Eintritt der vollen Geschlechtsreife bei der Länge in die Horizontale überzugehen. Die Gewichtskurven für Meerschweinchen und weiße Mäuse zeigen von der Geburt bis zum Wachstumsstillstand eine recht gleichförmige Steilheit, die bloß an den mit Differenzierungsänderung verbundenen Zeitabschnitten, Geburt, Selbstfressen, Geschlechtsreife eine Abflachung oder selbst Umkehr erfährt; hierdurch zerfällt die ganze Kurve in eine Anzahl S-Schleifen (Ostwald, 22). Kompensationen im Wachstum eines Organes kommen häufig vor, wenn das entsprechende der Gegenseite zu funktionieren aufgehört hat, wie ein Lungenflügel oder eine Niere. Kompensatorische Reduktionsprozesse sind an der Linse des anderen Auges nach einseitiger Linsenextraktion am Kaninchen (Mayer) und bei Abnormitäten am Hirschgeweih beobachtet. Die Reduktion am Hirschgeweih tritt beim nächsten Geweihwechsel auf und kann entweder die Ausbildung und Anzahl der Sprosse an Geweihteilen derselben Seite oder auch der unverletzten Gegenseite betreffen (M. Schmidt, 170; Rörig, 163; Botezat, 36).

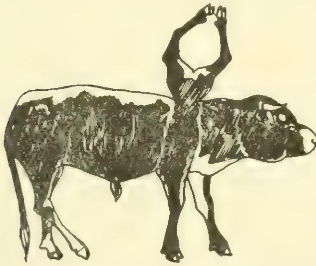


Fig. 37. Stier mit spiegelbildlichen Zusatzgebilden an der rechten Schulter.

3) Wahrscheinlich gibt es bei den Säugetieren zweierlei zu gleicher Zeit geborene Kinder: solche, die zwei oder mehreren Eiern entstammen, jedes Kind aus einem Ei; oder solche, bei denen zwei Kinder (oder mehr ?) aus einem Ei durch Teilung des Eiinhaltes hervorgegangen sind. Man pflegt die letzteren, welche dann in allen Charakteren die größte Aehnlichkeit aufweisen und auch stets gleichen Geschlechtes sind, als „identische“ Zwillinge (ev. Drillinge?) zu bezeichnen. Sie sind manchmal teilweise miteinander verwachsen „siamesische Zwillinge“, oder der eine Embryo hängt dem anderen als minder ausgebildeter „Parasit“ an. Man hört auch oft die bei den Säugetieren ebenso wie bei Krebsen und Insekten öfters zu beobachtenden doppelten, spiegelbildlichen Zusatzgliedmaßen als Ueberreste verschmolzener Parasiten bezeichnen. Diese Deutung dürfte nur in den allerseltensten Fällen das Richtige treffen. Vielmehr verraten die dreifachen Gliedmaßen bei den Säugern bei anatomischer Untersuchung ihren Ursprung aus Brüchen mit nachfolgender überzähliger Regeneration aus jeder Bruchfläche (Fig. 37). Nur daß es hier eben an frühen Embryonalstadien entstandene Brüche sind, die noch zu Neubildungen führen, während dies bei den Insekten bis zur Metamorphose, bei den Krebsen noch darüber hinaus geschehen kann. Auch doppelköpfige Säugetiere sind eher Spalt- als Verschmelzungsbildungen. Zur Transplantation eignen sich Säugetiere nur bei Verwendung von Exemplaren gleicher Art und Rasse; fremdes Gewebe stoßen sie rasch ab. Bei ein und derselben Art gelingt nicht bloß die Einheilung von Fleisch, sondern auch von Nieren und selbst Gliedmaßen (Carrell, 46).

Allgemeiner Teil.

1. Qualität der Form.

Betrachten wir irgendeinen Organismus, so sehen wir ihn aus verschieden gestalteten Teilen, den Organen, zusammengesetzt; jedes Organ trägt das von den Vorfahren überkommene eigenartige Gepräge; diese Artcharaktere werden noch von den Geschlechtscharakteren durchkreuzt. Es können daher drei Fragen in bezug auf die Formbildung verschiedener Qualität gestellt werden: a) Welche Kräfte bestimmen das Auftreten der Organe? b) Welche Kräfte bestimmen das Hervortreten des Artcharakters? c) Welche Kräfte bestimmen das Geschlecht? Kurz wollen wir die drei Probleme als Organisation, Spezifität und Sexualität bezeichnen. Bei einem jeden dieser drei Probleme sei zuerst untersucht, ob die formbildenden Kräfte ausschließlich in dem betreffenden Teile des Organismus liegen, an dem eine bestimmte Form zur Ausbildung gelangt, oder ob formbildende Kräfte verschiedener Teile zusammenwirken, oder endlich ob die Einwirkung äußerer Faktoren wesentlich mittätig ist. Der erstere Fall wäre als Selbst- oder Autodifferenzierung, der zweite als abhängige Differenzierung oder Korrelation, der dritte als Induktion zu bezeichnen. Ein vierter denkbarer Fall wäre die Entstehung von organisierten Formen aus dem alleinigen Zusammenwirken äußerer Faktoren, die Urzeugung oder generatio spontanea, deren Vorkommen aber bisher nicht nachgewiesen ist, so daß sie in einer Physiologie der Formbildung noch keinen Platz beanspruchen kann. — Welcher Kategorie die formbildenden Kräfte des Organismus angehören, möge erst am Ende des allgemeinen Teiles zusammenfassend erörtert werden.

a) Organisation.

Das einfachste Mittel, die Frage nach der **Selbstdifferenzierung** (Roux) zu prüfen, besteht in der Isolierung des betreffenden Teiles, mag er nun einem Ei oder einer Larve oder einem entwickelten Tiere angehören.

Eier vor und während der Furchung lassen eine Differenzierung in die späteren Organe noch nicht erkennen. Es gesellt sich hier zur Frage der Selbstdifferenzierung noch die zweite, ob überhaupt bestimmte Teile des Eies unterschieden werden können, aus welchen die späteren Organe oder Körperteile hervorgehen, das sogenannte „Determinationsproblem“ (s. str.). Obzwar auf den ersten Blick durchaus gleichförmig erscheinend, lassen doch die meisten Eier bei genauerer Untersuchung eine Scheidung in verschiedene Regionen erkennen. Im ungefurchten Ei bestimmt die exzentrische Lage des Eikernes einen durch das Ei gezogenen Durchmesser, den wir „Hauptachse des Eies“ nennen dürfen; man bezeichnet ferner jenen Pol, dem der Kern näher liegt, als animalen, den entgegengesetzten als vegetativen Pol. Bei den meisten Eiern ist eine Schichtung mehrerer Substanzen nach den Parallelkreisen vom animalen zum vegetativen Pol hin bemerkbar (vgl. I, D, 1; I, E, 1 u. s. f.), hingegen vor der Befruchtung kein Unterschied in den durch die Hauptachse gelegten Meridianen. Oefters findet sich in allen Radien eine konzentrische Schichtung von

nnen nach außen (vgl. I, B, 1). Der Eibau läßt sich auf die Polarität aller im Zellverbande vereinigten Zellen mit äußerer „freier“ und innerer „basaler“ Fläche zurückführen (Hatschek). Der animale Pol entspricht der Anheftungsstelle der Ovocyte im Keimepithel, der vegetative Pol der entgegengesetzten „freien“ Richtung.

An günstigen Objekten lassen sich die verschiedenen Eizonen noch lange durch Farbe und sonstige sichtbare Eigenschaften auseinanderhalten. Gelingt es, isolierte Teile zur Weiterentwicklung zu bringen, so entwickeln sie jene Organe, welche auch normalerweise aus der betreffenden Zone hervorgehen würden.

Die Ausbildung späterer Organe des Embryo wird weder durch die Abwesenheit anderer Organe verhindert, noch werden die letzteren ausgebildet, wenn die sie liefernden Zonen entfernt worden sind. Auch die Veränderung der äußeren Umgebung an der freigelegten Oberfläche bewirkt wenig mehr als Abrundung, „Abkugelung“. Die Eizonen zeigen also ausgesprochene Selbstdifferenzierung.

Die Hauptachse des Eies scheint durchwegs bestimmten späteren Achsen des Embryo zu entsprechen; der animale Pol bildet die späteren dorsalen und vorderen Teile, einschließlich des Mund- oder Oralpoles, der vegetative die ventralen und hinteren, einschließlich des Schwanz- oder Aboralpoles. Die Scheidung von oben und unten scheint eine fundamentale zu sein, da wir nirgends eine gegenseitige Vertretbarkeit von oberen und unteren Anlagen vorfinden. Rechts und links dürfte in der Regel erst mit der Befruchtung gesondert werden. Durch den eindringenden Samen und die Hauptachse wird nämlich ein „Befruchtungsmeridian“ (Roux) bestimmt, in den die erste Furche fällt. Diese zerlegt das Ei entweder in eine rechte oder linke oder in eine obere und untere Blastomere (vgl. II, B, 1). Auf jeden Fall wird auf diesem Stadium der vordere und hintere Pol festgelegt und damit auch die „Bilateralität“ der Form gesichert. Auf welche Art diese Bestimmung bei der fakultativen oder künstlichen Parthenogenese zustande kommt, bleibt freilich noch aufzuklären.

Werden nicht einzelne Eizonen, sondern durch zwei Meridianstücke begrenzte Sektoren isoliert, so können diese von verschiedenen Zonen Material enthalten. Solche Stücke ergeben entweder in bezug auf den bilateralen Bau eine unvollständige Form, die einen dem verwendeten Teile aliquoten Bruch der Ganzform darstellt, oder eine vollständige, verkleinerte Ganzform. Man hat nach diesem Einteilungsgrunde Tiere mit „Mosaïkeiern“ (I, B, 1; I, C, 1; I, E, 1) und mit „Regulationseiern“ (I, D, 1; II, B, 1) unterschieden. Da jedoch bei Eiern ein und derselben Tierart beide Resultate zu erzielen sind (II, B, 1), so handelt es sich mehr darum, ob die äußeren Umstände eine Umordnung der Materialien zu einer der normalen geometrisch ähnlichen Konstellation erlauben. Bei einigen Tiergruppen wird freilich das Eiplasma bald so starr, daß es infolge der inneren Konsistenz einer Umformung widerstrebt.

Die Eiversuche haben uns viele Beispiele (I, D, 1; II, B, 1) dafür geliefert, wie im Laufe der Embryonalentwicklung Organe und Organsysteme nicht mehr später gebildet werden können, sobald ihr gesamtes Bildungsmaterial entfernt worden war. Damit ist noch nicht nachgewiesen, daß ihre erstmalige Entwicklung eine Selbstdifferenzierung ist. Diese Frage kann auch bei solchen Embryoteilen, die isoliert ohne Weiterentwicklung zugrunde gehen würden, durch die

Transplantationsmethode geprüft werden. In der Regel entwickeln sich Embryonentransplantate zu jenen Organen, die sie normalerweise geliefert hätten, unabhängig von der Körperstelle, in die sie transplantiert worden waren (II, B, 1). Die Unabhängigkeit der Entwicklung zweier Organsysteme, der Muskel- und Skelettstücke oder der Nervenbestandteile, ist durch die abwechselnde Entfernung der Anlage des einen oder des anderen für die Embryonalbildung reichlich belegt (II, A, 1).

Die Ausschaltung nervöser Verbindungen hat auch bei regenerierenden Organen in der Regel keine Aenderung der Qualität des Regenerates zur Folge, wenngleich eine wesentliche Hemmung durch funktionelle Störung des Blutzuflusses eintreten kann (II, B, 1). Transplantierte Beine von entwickelten Molchen waren imstande, selbst den abgeschnittenen Fuß wiederzuerzeugen.

Zerschneidungsversuche an niederen, in isolierten Querstücken lebensfähigen Tieren zeigen typische Unterschiede der verschiedenen Klassen. Bei den Einzelligen pflegt jeder Querschnitt, falls überhaupt Regeneration eintritt, den fehlenden Pol in der richtigen Lage wiederzubilden. Bei den Polypen und Seerosen (I, B, 1) sind die Aboralstücke stets imstande, den Oralpol wiederzubilden, aber die oralsten Stücke vermögen oft nicht mehr den Aboralpol zu erzeugen. Die Würmer zeigen eine ähnliche Beschränkung sowohl am Aboral- als auch am Oralpole. Kopfenden sind nicht mehr imstande, die Schwanzpartien, Schwanzenden nicht mehr imstande, die Kopfpartien zu vervollständigen, doch können sie Schwanzspitzen neubilden. Die Endstücke mit beschränkter Regeneration sind bei den Planarien und den durch Querteilung fortpflanzungsfähigen Süßwasseranneliden bloß kurz, erstrecken sich aber beim Regenwurme bis zu etwa $1/3$ seiner Gesamtlänge, so daß bloß aus dem mittleren Drittel des Wurmes vollständige Formausbildung erreicht werden kann. Da es also Wurmstücke gibt, die bloß Schwänze, andere, die bloß Köpfe erzeugen, so ist die Differenzierung beider Pole voneinander unabhängig. Die langgestreckten Seewalzen unter den Echinodermen, sowie der nahestehende *Balanoglossus* können gelegentlich bei Querteilung Kopf und Schwanz regenerieren, doch sind die Regionen nicht genügend untersucht. Bei den übrigen Echinodermen entspricht eine Querteilung infolge der starken Verkürzung und Verlagerung der eigentlichen Hauptachse nicht einer Trennung verschiedener Regionen; ein Radius mit einem zugehörigen Scheibenstück eines See-, Schlangen- oder Haarsternes enthält Teile aller Regionen und ist völlig regenerationsfähig. Radien ohne Scheibenstücke entsprechen Nebenachsen und vermögen in der Regel nicht die proximalen Scheibenstücke, wohl aber die distalen Spitzen zu regenerieren. Die gemeldeten seltenen Ausnahmen schließen eine solche Deutung nicht aus.

Die Tunicaten sind jedenfalls aus kleinen Teilstücken regenerationsfähig, allein das Verhalten der abgeschnittenen Pole, welche durch die Siphonen repräsentiert werden, scheint nicht durch direkte Isolierung geprüft zu sein. Es sind Anzeichen für eine Beschränkung in dieser Beziehung vorhanden (vgl. I, F, 1).

Bei den höheren, nicht in isolierten Querteilungsstücken lebensfähigen Tierformen behält dennoch die mittlere Leibespartie noch lange die Fähigkeit, die an den äußersten Enden gelegenen Organe, Kiefer und Schwanz, wiederzuerzeugen (Weichtiere, namentlich Schnecken;

Krustentiere: Tracheaten, namentlich Insekten; Fische; Amphibien, namentlich Molche: Reptilien; Vogelschnabel). Die gegliederten Körperanhänge der Crustaceen, Insekten und geschwänzten Amphibien werden auch noch bei völliger Exstirpation aus dem Rumpfe neugebildet, und das Gleiche kann noch auf bestimmten frühen Stadien der Froschquappen erreicht werden.

Dagegen erweisen sich die Beine der Voll-Frösche und Amnioten unfähig, selbst distale Glieder zu reproduzieren, und können auch nicht seitens des Rumpfes wiedergebildet werden. Die einfachste Deutung dieses verschiedenen Verhaltens ist die, daß auch die Gliedmaßen durch Selbstdifferenzierung entstehen. Wird die hierzu notwendige Embryonalregion bei der Entwicklung gänzlich aufgebraucht, so kann keine Regeneration mehr eintreten. Dies scheint in der Tat bei den Amnioten der Fall zu sein, deren einzelne Knochen als getrennte Herde erscheinen und keinen Zusammenhang mit dem Gros des Bildungsmateriales im Rumpfe behalten. Aehnlich verläuft die Verknöcherung bei den Fröschen. Dagegen wachsen bei Fischen und Amphibien Knochenstäbe distalwärts aus, die sich erst sekundär in Glieder abteilen; hier dürfte nun der Zusammenhang der formbildenden Region gewahrt sein, so daß stets zurückgebliebene Teile derselben, die sich bis in den Rumpf hinein erstrecken, die Formbildung von neuem aufnehmen können.

Im allgemeinen sind auch die Regenerationsprozesse als Selbstdifferenzierungen in bezug auf die Qualität ihrer Produkte anzusehen; die Abhängigkeit der Quantität soll erst unter 2) behandelt werden.

Abhängige Differenzierung ist sowohl bei der Embryogenese als auch bei Regeneration in einigen wenigen Fällen für die Qualität der gebildeten Organe nachgewiesen. Es seien die Ausbildung der Armfortsätze bei den Echinodermenlarven in Abhängigkeit vom Skelette (I, D, 1) und die Linsenbildung in Abhängigkeit von der Erreichung der Epidermis durch den Augenbecher (II, B, 1) als Beispiele für die Embryogenese angeführt. Ersteres Beispiel findet seine Parallele in der Regenerationslehre beim Unterbleiben der Ausformung einer Amphibienschwanzspitze nach Zurückschneiden der Skelettanlage, letzteres in der Bildung der Tritonenlinse aus dem oberen Irisrande (II, B, 1). In den Beispielen der Skelettbildung scheint es sich um ein rein mechanisches, bei denen der Linsenbildung um ein mehr chemisches Moment zu handeln.

In engerem Zusammenhange mit der speziellen Physiologie der organischen Formbildung steht die Bildung einer ersten Antenne an Stelle eines Auges, wenn das Augenganglion eines dekapoden Krebses entfernt worden war. Aehnliche, bisher nur zufällig aufgefundene Mißbildungen, welche in der Ersetzung eines Segmentanhanges durch einen anderen bestehen, „Homoeosis“ (Bateson; vgl. I, G, 1; I, H, 1), lassen eine Regelmäßigkeit darin erkennen, daß immer das reicher differenzierte Organ durch das nächstweniger differenzierte ersetzt werden kann. Infolge der Anordnung der Organe am Arthropodenleibe schließt dies meist, aber nicht immer, eine Gleichheit der homöotischen Mißbildung mit dem Anhange des folgenden Segmentes ein. In jedem einen Anhang entsendenden Segmente liegt also auch die Fähigkeit zur Ausbildung eines anderen, weniger differenzierten Anhanges. Das Auftreten des differenzierteren Auges ist bei der Regeneration abhängig von dem Ganglion; ob dies auch bei der Embryo-

genese der Fall ist und wie sich die übrigen Homoeosisfälle verhalten, wissen wir leider nicht. Da Nervendurchtrennungen die formgemäße Regeneration in anderen Fällen nicht behindern, so scheint es weniger auf das Bestehen einer Nervenbahn, als auf die Anwesenheit der Gangliensubstanz anzukommen.

Die Lichtempfindung dürfte auch nicht mitwirken, da aller lichtperzipierenden Augenteile beraubte Krebse dennoch bei Erhaltung des Ganglions ein Auge und nicht eine erste Antenne oder Antennula produzieren. Auch hat es keinen Einfluß, ob die Tiere im Finstern oder im Lichte gehalten werden. Das Auftreten der Antennula an Stelle des Auges ist auch nicht etwa an die Anwesenheit der dem nächsten Segmente angehörigen, normalen ersten Antenne gebunden. Wird diese zu gleicher Zeit entfernt, so regenerieren an Stelle von Auge und von Antennula neue Antennulen, von denen die erstere wie alle „heteromorphen" Antennulen des Otolithen, eines Erschütterungsperzeptionsorganes, entbehrt, während die „orthomorphe" Antennula wie gewöhnlich mit einem solchen Organe ausgestattet ist.

Induzieren läßt sich die Form durch äußere Faktoren vor allem bei jenen Organismen, die infolge ihrer festsitzenden Lebensweise eine bestimmte Orientierung zu den notwendigen Energiequellen nicht durch freie Bewegung erlangen können. Unter den Tieren zeigen die festsitzenden Polypenstöckchen am schönsten die Fähigkeit, je nach Bedarf an fast beliebigen Stellen Wurzel- oder Oralpole auszubilden. Meist ist es die Berührung mit dem Substrate, seltener Schwerkraft, welche Wurzeln, die freie Umspülung mit dem sauerstoffreichen Wasser oder auch Beleuchtung, welche neue Oralpole hervorruft. Eine Umkehr der Polarität braucht hiermit gar nicht verknüpft zu sein. Es können auch an ein und derselben Stelle beide Fähigkeiten sich betätigen, indem z. B. seitwärts neue Wurzeln nach abwärts, neue Hydrantensprossen nach aufwärts wachsen. Diese Betätigung kann ohne vorangegangene Verletzung stattfinden. Man bezeichnet derartige induzierte Gebilde, die alle, auch proximal der Ursprungsstelle liegende Teile der Ganzform enthalten können, wenn sie nicht die Formachse direkt fortsetzen, als „Adventivbildungen". Sie treten nach Verletzungen nur bei solchen Formen auf, die auch im unverletzten Zustande durch „Knospenbildung" ihre Fähigkeit, alle gewünschten Teile aus dem somatischen Plasma hervorzubringen, dokumentieren, sogenannte „Totipotenz" (DRIESCH) zeigen.

Weit über diesen engen Kreis hinaus läßt sich jedoch eine „Gleichpoligkeit" induzieren, wenn bei beliebigen Tierarten Stücke mit beschränkter Potenz verwendet werden. Zur Erläuterung sei zuerst an das Verhalten eines totipotenten, beiderseits abgeschnittenen und in der Mitte abgebundenen Stammstückes von *Tubularia* erinnert. Es werden durch die freie Umspülung beider Pole zwei Kopfbildungen veranlaßt: die eine, dem alten Oralpole entsprechend, „orthomorph", die andere, dem alten Aboralpole entsprechend, „heteromorph". Was geschieht hierbei? Erstens werden am alten Aboralpole Oralpotenzen betätigt; zweitens erfolgt eine Orientierung des neuen Oralpoles in der zum alten entgegengesetzten Richtung; drittens wird die Aboralpotenz unterdrückt, ohne aber verschwunden zu sein, wie man sich jederzeit durch Kontakt mit einem festen Körper überzeugen kann; namentlich treten auch an der Abbindungsstelle leicht die Eigenschaften des Aboralpoles zutage. Wir vergleichen nun ein nicht toti-

potentes Stück eines Regenwurmes; wir haben gehört, daß dessen Schwanzpartie einen neuen Kopf zu bilden nicht imstande ist. Was geschieht nun mit einem isolierten Schwanzstücke? Es bildet nach beiden Polen Schwanzspitzen aus. Es betätigt also oralwärts aborale Potenzen, und zwar in entgegengesetzter Richtung zu den aboralwärts betätigten. Die Fähigkeit zur Kopfbildung ist aber dauernd beseitigt.

Auf diese Art verhalten sich nicht bloß völlig isolierte Stücke beschränkter Potenz bei niederen Tieren, sondern auch halb abgelöste und Anhänge bei höheren Tieren. Bei den Gliedmaßen der Echinodermen, Arthropoden und Vertebraten wachsen, falls noch überhaupt Regeneration möglich ist, aus jeder Bruchstelle stets bloß distale Teile. Die an proximal gewendeten Bruchstellen sprossenden Gliedmaßen sind hierbei Spiegelbilder der an distal gewendeten. Bei diesen Gleichpoligkeiten ist durch die an den Verwundungsflächen tätigen äußeren Faktoren bloß die verkehrte Orientierung, nicht die Qualität des Poles induziert; diese ist vielmehr eine Folge strenger Selbstdifferenzierung. Welcher äußere Faktor ist es nun, der die inverse Richtung des heteromorphen Poles bewirkt? Man könnte wieder an den Sauerstoff denken, allein bei den höheren Tieren wird er nicht von außen, sondern durch das Blut von innen zugeführt. Auch bliebe die spiegelbildliche Drehung der einzelnen Teilchen unerklärt. Ich habe es versucht, ohne Zuhilfenahme neuer Hypothesen aus den von ZUR STRASSEN verallgemeinerten Regeln für die Bildung von Zellverbänden eine Erklärung abzuleiten. Nach ZUR STRASSENS Beobachtungen am *Ascaris*-Ei wandern nämlich bei jeder Zellteilung die Kerne in der Gefolgschaft der Zentrosomen nach entgegengesetzen Richtungen des Zellverbandes auseinander, um nach vollzogener Teilung des Plasmas sich unter die Mitte der freien Zelloberfläche einzustellen. Bei gewaltsamer Unterbrechung eines Zellverbandes wird das Verhältnis der Oberflächenspannung an den beteiligten, vom Drucke der anliegenden Partien befreiten Zellen eine veränderte Einstellung freier Oberflächen zur Folge haben. Bei Teilung dieser die Wundfläche überziehenden Zellen wird die Einstellung der Kerne unter die neuen freien Oberflächen nicht eine parallele, sondern eine spiegelbildliche Lage ergeben und damit auch die entsprechende Schichtung des formbildenden Plasmas.

Wir sollten hier nun die Physiologie der Kernteilung und die Rolle des Kernes und Zelleibes bei der Formbildung besprechen. Aber einen Zusammenhang zwischen den Formen und den Kernteilungsprozessen kennen wir bisher nicht. Wir können aus der Notwendigkeit des Kernes für die Regeneration und Formbehaltung der Protozoen schließen, daß es sich in bezug auf die Zellbestandteile um eine abhängige Differenzierung handeln muß. Aus der physiologischen Chemie der Kern- und Plasmasubstanzen wissen wir, daß es hierbei chemische Umsetzungen gibt. Allein schon die bei den mitotischen Teilungen vorkommenden Bilder werden von verschiedenen Forschern auf die Wirksamkeit ganz verschiedener Kräfte zurückgeführt (vgl. PRZIBRAM, Embryogenese). Die größte Aehnlichkeit mit den wirklichen Verhältnissen muß gegenwärtig wohl den durch Diffusion erzeugten Nachahmungen (LEDUC seit 1904; vgl. 109) zugestanden werden. Sodann wissen wir nicht, ob im Laufe der Differenzirung Kerne verschiedener Art oder bloß eine Art Kernsubstanz bei je einer Tierart gebildet wird.

Bloß die Diminution der für alle somatischen Zellen im *Ascaris*-Ei bestimmten Kernschleifen (Boveri) könnte dahin gedeutet werden, daß den Keimzellen alle, den somatischen Zellen nur die für das betreffende Körperorgan bestimmten Kernanteile übermittelt werden. Die Verschiedenheit in der Gestalt von Chromosomen in einem Kerne wird jetzt meist auf Geschlechtsbestimmung und Erbanteile verschiedener Vorfahren bezogen (vgl. Spezifität und Sexualität). Ehe wir uns zur Besprechung dieser Probleme wenden, möge ein Vergleich zwischen der Organisation der Tiere und der Pflanzen Platz finden.

Es ist eine bekannte Erscheinung, daß die meisten Pflanzen aus isolierten Stücken, „Stecklingen", zu vollständigen Exemplaren heranwachsen können. Sie verhalten sich in allen Einzelheiten ganz ähnlich wie die festsitzenden Tierformen. Wie bei vielen Polypen sind normalerweise bei den meisten Pflanzen außer der Hauptachse mit dem Sproß- und Wurzelpole demselben gleichwertige Nebenachsen vorhanden. Nicht bloß Stücke der Hauptachse, auch solche der Nebenachsen können totipotent sein. Adventivbildungen sind häufiger als echte Regenerationen. Der Induktion durch äußere Faktoren sind die Pflanzen leicht zugänglich. Doch bleibt die inhärente Polarität immer noch kenntlich, selbst wenn durch umgekehrte Orientierung zu den äußeren Faktoren, namentlich Licht und Schwerkraft, ein Hervortreten der entgegengesetzten Polcharaktere herbeigeführt wird. Verletzungen sind für die Wirksamkeit der Induktion nicht notwendig. Die nachträgliche Elimination der induzierten Polumkehr unter temporärem Auftreten von Gleichpoligkeit ist im folgenden Falle von Goebel beobachtet worden. Ein Wurzelstück vom Löwenzahn, *Taraxacum officinale*, wurde unter Verschluß des anderen basalen Endes durch eine Siegellackkappe mit der Spitze nach aufwärts eingepflanzt. Nachdem sich an dieser Spitze ein Laubsproß nach aufwärts entwickelt hatte, faulte das andere verschlossene Ende ab, und der Stumpf krümmte sich nach aufwärts und erzeugte einen weit üppigeren Laubsproß. Als nun beide Enden der Wurzel später entfernt wurden, bildete sich bloß am alten Apikalende ein Laubsproß, so daß nunmehr die ursprüngliche Polarität wiederhergestellt war. Aus dieser und ähnlichen Beobachtungen an Weiden geht wohl mit Bestimmtheit hervor, daß die Schichtung des formbildenden Materials in den einzelnen Regionen der Pflanze eine festbestimmte ist und nicht bloß auf der Richtung des Saftstromes beruht. Dazu kommt, daß einzelne Regionen von Pflanzen sich isoliert weiterzuentwickeln vermögen, noch ehe eine Komplettierung der Organe eingetreten ist; so die Stammspitze des Keimlings von *Ceratopteris thalictroïdes* (Goebel, 11), wobei die neuentwickelten Blätter allerdings Hemmungserscheinungen aufweisen. Die Verknüpfung des Sproß- mit dem Wurzelpole ist aber doch keine notwendige. An abgetrennten Kotyledonen entstehen meist bloß Wurzeln, wenngleich es manchmal auch zur Sproßbildung zu kommen scheint (Portheim, 145). Nimmt man Blätter eines jungen, nicht blühenden Laubsprosses von *Begonia* nach Sachs, oder *Achimenes* (Goebel, 11), so entstehen an ihm Wurzeln und Blätter enthaltende Adventivsprossen, die aber erst viel später zur Blüte gelangen; ebenso verhalten sich Blätter aus der blütenlosen Basis einer blühenden Pflanze. Hingegen entstehen aus Blättern aus der Blütenregion meist schon nach 1—2 Blattpaaren sofort Blüten. Es ist also in der Blütenregion blütenbildendes Material aufgestapelt. Gegen

Ende der Vegetationsperiode bringen alle Adventivknospen der *Achimenes*-Blätter Zwiebelknöllchen hervor. Was die Qualität der Produkte anlangt, so zeigen also nach dieser Auffassung die Pflanzen eine ähnliche Selbstdifferenzierung der Teile wie die Tiere, sobald nicht durch Veränderung äußerer Faktoren Induktion vorliegt.

b) Spezifität.

Beruht die Entwicklung einer Organisation wesentlich auf Selbstdifferenzierung, so könnte es doch noch fraglich erscheinen, ob durch den Tierkörper allein bestimmt wird, welche Art- oder Rassencharaktere die gebildeten Organe aufweisen. Wir wissen alle, daß in der Regel die Abstammung hierfür maßgebend ist. Bei zweielterlicher Zeugung kann es dabei zu einer sehr verschiedenartigen Verteilung der Erbpotenzen kommen. Diese Möglichkeit, Charaktere verschiedener Rassen an verschiedenen oder auch demselben Organe eines Tieres durch planmäßige Kreuzung willkürlich vereinigen zu können, zeigt uns auch bei der Spezifität einen hohen Grad von Selbstdifferenzierung. Auf das gleiche Verhältnis weisen die Transplantationsversuche hin (vgl. I, C, 3; I, E, 3; I, H, 3; II, B, 3), bei denen kein Einfluß der Artcharaktere der einen Komponente auf die andere wahrzunehmen ist. Es spricht dies auch dafür, daß in allen Teilen des Tierkörpers etwas Spezifisches inhärent sei, welches aber nur Organe derselben Species oder Rasse hervorzubringen gestattet. Man dachte sich früher vielfach die spezifische formbildende Kraft im Nahrungssafte, dem Blute, und glaubte durch Transfusion Arteigenschaften einer Tierart einer anderen einverleiben zu können. Allein dies erwies sich als irrig. Selbst die kontinuierlich vom Blute einer fremden Rasse gespeisten Embryonen entfalteten unverändert ihre Rasseneigentümlichkeit (vgl. II, E, 1). Die Serologie stellt zwar eine gradweise Verschiedenheit des Blutes der verschiedenen Arten mittels der Präzipitation, Agglutination und anderer ähnlichen Methoden fest, aber auch die übrigen einander homologen Bestandteile verschiedener Arten sind keineswegs als chemisch gleich anzusehen, so daß hierin dem Blute keine Ausnahmsstellung zukommt. Es lassen sich im Muskelplasma verschiedener Tiergruppen Verschiedenheiten feststellen, die der morphologischen Systematik kongruent sind (vgl. II, A, 1). Die verschiedene Kristallgestalt ausfallender Kristalle ähnlicher Zusammensetzung bei verschiedenen Tierarten sowohl im Blute (vgl. II, A, 1), als auch in den Skeletten weist uns auf eine spezifische Verschiedenheit ihrer plasmatischen Matrix in jeder Tierart hin. Durch die Nahrung, welche von außen in das Tier aufgenommen wird, wird der Speciescharakter nie verändert, da ja alle verdaulichen Teile in die assimilierbaren Produkte gespalten werden und aus dieser erst an Ort und Stelle unter dem Einflusse des Artplasmas der notwendige Stoff durch Assimilation entsteht. Ob bestimmte und welche Bestandteile der einzelnen Zellen für diese Assimilationsprozesse maßgebend sind, wissen wir nicht. Viele wollen im Kerne das für die Speciesform allein Ausschlaggebende sehen. Danach würde man erwarten, daß entkernte und mit einem artfremden Kerne versehene Tierzellen den Speciescharakter dieses Kernes zum Ausdruck bringen würden. Solche Versuche lassen sich an entkernten Eiern durch Besamung mit Sperma einer fremden Art anstellen. Die Schwierigkeit dieser Operationen

hat noch kein völlig einwandfreies Resultat zeitigen lassen. Nach Godlewski und Haagedorn (vgl. Przibram, 25c) und dem von Godlewski bearbeiteten Abschnitt Zeugung im vorliegenden Handbuche würde sich kein Einfluß des Kernes geltend machen. Darin stimmen übrigens alle Beobachter überein, daß die ersten Entwicklungsstadien der Entwicklungsrichtung des Eies folgen. Jedenfalls könnte also der Kern bloß in der Art eines Zusammenwirkens mit dem Plasma speciesbildend wirken; daß Kern und Plasma beide zur Erzeugung der Organisation notwendig sind, haben wir schon früher erwähnt.

Noch in einer zweiten Beziehung kommt abhängige Differenzierung für die Speciescharaktere in Betracht. Es gibt in der Kreuzungskunde Fälle, bei denen das Sichtbarwerden eines Rassencharakters von dem Zusammentreffen zweier Anlagen abhängig ist. Da sich die meisten bekannten Beispiele auf Färbung beziehen, so sei hier im Kapitel über Formphysiologie nicht näher darauf eingegangen.

Drittens finden wir eine konstante Zuordnung mehrerer sonst variierender Merkmale an bestimmten Formen, wie z. B. Blauäugigkeit und Taubheit bei Katzen, weißes Haar und rotes Auge beim menschlichen Albino, die eine abhängige Differenzierung der zugeordneten Merkmale voneinander aber wahrscheinlich bloß vortäuscht. Bei näherer Analyse dürfte es sich um gemeinsame Abhängigkeit beider Merkmale von einem dritten — Fehlen eines bestimmten Stoffes — handeln.

Die Fähigkeit, auf Veränderungen äußerer Faktoren hin mit einer Abänderung der normalen Speciescharaktere zu reagieren, ist bei den verschiedenen Tiergruppen in verschiedenem Maße vorhanden. Am bekanntesten ist die Annäherung der Form von *Artemia* an den im Süßwasser lebenden *Branchipus*, wenn der Salzgehalt des Aufenthaltsortes verringert wird. Die induzierte Gestalt scheint auf der vermehrten Wasseraufnahme zu beruhen (Schmankewitsch, 169).

Ein zweites Beispiel haben wir im Einsiedlerkrebse kennen gelernt, der, des habituellen Schneckengehäuses beraubt, die Gliederung des Hinterleibes wieder annimmt (vgl. I, G, 1). Hier bewirkt Druckentlastung die Annäherung an verwandte Species.

Sehr plastisch sind wieder die Amphibien, welche nicht nur mit Ausbildung verschiedener Atmungs- und Fortpflanzungsarten, sondern auch gleichzeitig mit der Veränderung morphologischer Merkmale im Sinne jener verwandten Arten reagieren, die normalerweise unter den äußeren Bedingungen leben, welche zur Induktion gedient hatten (Kammerer, 95).

Völlig analog der tierischen Spezifität verhält sich jene der Pflanzen. Auch die von Winkler (203, 204) erhaltenen Chimären, Pfropfbastarde der Länge nach vereinigter Teile verschiedener Arten von Nachtschattengewächsen und die länger bekannten Pfropfbastarde aus Querpfropfungen bei *Cytisus*-Arten dürften nicht als gegenseitige Beeinflussung der Pfropfkomponenten-Spezifika, sondern als Neukombinationen ähnlich den Kreuzungen zu deuten sein. Hierfür spricht auch ihre Samenunbeständigkeit (205). Die serologischen Methoden gestatten auch, Pflanzenarten zu unterscheiden (Magnus und Friedenthal, 121). Von noch größerer Bedeutung wird vielleicht die neue Entdeckung werden, daß Extrakte, aus zwei Regionen einer und derselben Pflanze bereitet, einander unter gewissen Bedingungen trüben und fällen,

während bei Zusatz von artverschiedenen Extrakten dies bei gleicher Versuchsanordnung nicht so leicht geschieht (Portheim, 146).

Die freie Mischbarkeit der Rassencharaktere bei Kreuzung und gelegentliche Kuppelungen von zwei Eigenschaften verhalten sich ganz wie bei den Tieren. Letztere sind besonders auffallend in den erblichen „Mutationen" (De Vries, vgl. 4).

Zahlreicher sind wiederum wie bei der Organisation, so auch bei der Spezifität die Induktionen bei Pflanzen gegenüber jenen bei Tieren. So können xerophile, das sind trockenheitsliebende Pflanzen, wie *Festuca glauca* (Goebel, 11), durch Feuchtigkeitskultur die borstenförmige Ausbildung gegen die sonst bei nicht trockenheitsliebenden Gräsern vorhandene bandförmige eintauschen. Mehrere amphibische Pflanzen können beliebig in eine „Wasser"- und eine „Landform" verwandelt werden (Glück, 76).

c) Sexualität.

Die Frage nach den „geschlechtsbestimmenden" Ursachen ist vielleicht gegenwärtig die dunkelste aller biologischen Probleme. Denn meistens sind gar keine Verschiedenheiten an den Keimprodukten zu entdecken, die zu Männchen oder zu Weibchen werden, und ebensowenig während ihrer Entwicklung verschiedene äußere Faktoren wirksam. Zunächst seien jene wenigen Fälle mitgeteilt, in denen von vornherein Verschiedenheiten zwischen männlichen und weiblichen Eiern obwalten: die weiblichen Eier des Wurmes *Dinophilus apatris* sind größer als die männlichen (Korschelt, 105). Aehnlich verhalten sich Rädertiere, auf die noch bei Besprechung der induzierten Sexualität zurückzukommen sein wird. Vielleicht sind auch die Bieneneier von vornherein verschieden und die bekannte Abhängigkeit der Entstehung von Weibchen aus besamten Eiern bloß eine scheinbare. Es wäre dann die Entstehung der Drohnen aus unbefruchteten Eiern nicht eine Folge der parthenogenetischen Entwicklung, sondern es würde seitens der Königin bloß den ohnehin für Weibchen bestimmten Eiern Samen mitgegeben, den für Männchen bestimmten vorenthalten (Lenhossék, 111; Morgan, 131). Da es nicht nur verschiedenartige Eier, sondern auch äußerlich verschiedenartige Spermatozoen bei ein und derselben Tierart geben kann, so darf nicht ohne weiteres die Bestimmung des Geschlechtes dem Ei allein zugeschrieben werden (Castle, 47). Die Auffindung eines unpaaren Chromosomes in den Kernteilungen der Spermatogonien vieler Insekten wurde ebenfalls mit der Geschlechtsbestimmung in Beziehung gebracht, ohne daß aber wirklich ein solcher Zusammenhang experimentell nachgewiesen wäre (Wilson, 202; Sutton, 183). Zuchtversuche mit Schmetterlingen (vgl. I, H, 1), in denen es gelang, sonst nur in einem Geschlechte auftretende Farbvarietäten durch ein bestimmtes Kreuzungsverfahren auch im anderen Geschlechte zu erhalten, sprechen wohl mit großer Wahrscheinlichkeit dafür, daß die Anzahl der zu bildenden Männchen und Weibchen gerade so wie jene der verschiedenen Kreuzungsfarben auf die Kombination verschiedener, sich selbst differenzierender Teile der Keimprodukte zurückzuführen ist. Ebenso wie bei den Kreuzungsfarben würde die eine Form „dominieren", so daß beim Zusammentreffen mit der entgegengesetzten „rezessiven" nur ihre Charaktere in Erscheinung treten würden. Bloß aus der Kombination von zwei rezessiven würde

die rezessive Form hervorgehen. Diese Deutung involviert, daß zwar stets im einen, dominanten Geschlechte noch die Charaktere des anderen latent vorhanden sind, nicht aber umgekehrt im rezessiven. In dem Umstande, daß bei Ausschaltung der Keimdrüse im Wege der parasitären Kastration (vgl. I, G, 1) die befallenen Krebsmännchen zwar weibliche sekundäre Charaktere ausbilden, auch nach Beseitigung des Parasiten weibliche Keimdrüsen produzieren, nicht aber umgekehrt, müßte hingegen bei den Crustaceen auf eine Dominanz des „Männlichen“ geschlossen werden. Ein entgegengesetztes Ergebnis liefert die Untersuchung der Wirbeltierkastrate: die Weibchen zeigen bei Erkrankung, Entfernung oder Altersinvolution der Keimdrüsen männliche Charaktere, nicht aber die Männchen weibliche. Denn die für solche angesehenen Eigenschaften lassen sich alle als infantile Hemmungsbildungen ansehen, spezifisch weibliche treten nicht auf (vgl. Punnet und Bateson, 157).

Kastration nach Erlangung der Geschlechtsreife hat keinen Einfluß mehr auf die sekundären Geschlechtscharaktere der männlichen Wirbeltiere. Gänzlich unabhängig von den primären Geschlechtsorganen scheinen die sekundären Geschlechtsmerkmale der Insekten zu sein. Uebereinstimmend gaben kastrierte Raupen männliche und weibliche Schmetterlinge, mit allen Fühler-, Flügel- und sonstigen Eigentümlichkeiten je ihres Geschlechtes (vgl. I, H, 1). Selbst regenerierende Flügel, die als Anlagen an den kastrierten Raupen operiert worden waren, ergaben (Meisenheimer) kein anderes Resultat. Hier dürfte also von vornherein keine abhängige Differenzierung, sondern nur eine beständige Verkuppelung der Anlagen für primäre und sekundäre Geschlechtscharaktere je eines Geschlechtes vorliegen. Bezüglich der Färbung spricht hierfür ja auch die erwähnte Uebertragbarkeit einer sonst bloß weiblichen Färbung auf Männchen durch bestimmte Kreuzungen. Bei den Krebsen hingegen findet sich eine zeitlebens persistierende Abhängigkeit der sekundären Scheren- und Abdominalformen von der Funktion der männlichen Geschlechtsdrüse. Viele Decapoden zeigen sogenannte „große“ und „kleine“ Männchen; es sind das aber periodisch an einem Exemplare auftretende Formen, indem Perioden der Ausbildung von Samen zugleich eine Anschwellung der Scheren und utriertere Ausbildung des schmalen männlichen Hinterleibes entspricht. Solche „Brunstcharaktere“ sind außer den „Hochzeitsfarben“ bei vielen Wirbeltieren die Brunstschwielen an den Händen der Anurenmännchen, die Kämme und Schwanzanhänge der Tritonenmännchen und andere mehr. Es ist noch nicht sicher entschieden, wie sich diese bei Kastration verhalten.

Es wird auch darüber diskutiert, ob für das Wiederauftreten der periodischen sekundären Sexualcharaktere die Keimdrüse desselben Geschlechtes vorhanden sein muß (Nussbaum, 138), oder ob nicht die Anwesenheit irgendeiner Keimdrüse, auch des entgegengesetzten Geschlechtes hierzu genügen würde (Halban, 79). Zur Prüfung der Frage dient die Transplantation der Keimdrüse des einen Geschlechtes an Stelle der Keimdrüse des entgegengesetzten. Die gleiche Methode wird zum Nachweise der sogenannten „inneren Sekretion“ der Keimdrüsen verwendet, welche für den Zusammenhang von primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen verantwortlich gemacht wird. Es konnte z. B. eine auf ein Kaninchenohr transplantierte Mamma Milch zu jener Zeit sezernieren, zu der sie auch in natürlicher Lage

dasselbe begonnen hätte, nämlich beim Geburtsakte (Ribbert, 161). Die Anwesenheit gewisser, vom Foetus abgeschiedener Stoffe für das Anschwellen der Milchdrüse soll durch Einverleibung von Fötalstoffen in nicht tragende Säugetiere hervorgerufen werden können (Starling, 180).

Einschnitte in den Uterus von Nagetieren erzeugen Decidualteile der Placenta, wie es die nach der Ovulation sich festsetzenden befruchteten Eier tun, und zwar nur kurze Zeit nach der Ovulation (Leo Loeb, 117).

Für eine Abhängigkeit der sekundären von den primären Geschlechtscharakteren sind auch die „halbierten" Zwitter angeführt worden, bei denen die eine Körperhälfte männliche Keimdrüsen und männliche sekundäre Sexualcharaktere, die andere weibliche Keimdrüsen und weibliche sekundäre Sexualcharaktere aufweist. Aber gerade für die innere Sekretion bleibt es unverständlich, wieso eine solche Scheidung der Wirksamkeit der sezernierten Stoffe statthaben könnte. Leichter läßt sich das Entstehen der männlichen Hälfte im Sinne der Kreuzungstheorie als ein Ausfallen der weibchendeterminierenden Keimesanteile in einer der ersten Furchungszellen erklären. Wir kennen ganz analoge Vorgänge bezüglich des Einschlagens mütterlichen oder väterlichen Formweges (was stets gut von weiblichen und männlichen zu unterscheiden ist!) in Vererbungsversuchen mit Echinodermen. Parthenogenetisch entwickelte Seeigellarven folgen natürlich der mütterlichen Form; besamte meistens der väterlichen. Durch eine Kombination von künstlicher Parthenogenese und nachträglicher Besamung gelingt es nun, Embryonen zu erhalten, die in der einen Körperhälfte bloß mütterliche Charaktere ausbilden, in der anderen vorwiegend väterliche. Cytologisch läßt sich direkt nachweisen, daß die ersteren die väterlichen Kernanteile nicht erhalten haben. Freilich scheint der mütterliche Formweg nicht bloß an den Kern gebunden zu sein, da enukleierte fremdbesamte Eiteile bei anderen Echinodermen doch den mütterlichen Formweg einschlugen (vgl. den Abschnitt über Zeugung). Im übrigen sind unregelmäßig zusammengesetzte Zwitter häufiger als halbierte. Von Bedeutung ist dabei wohl das oftmalige Vorkommen von Zwittern bei Artbastarden. Im Gegensatz zu Rassenkreuzungen, bei denen fast regelmäßig keine Vermischung analoger Kreuzungscharaktere der verwendeten Elternrassen, sogenannter „Allelomorphe", sondern völlige Dominanz des einen auftritt, findet sich bei Artbastarden keine durchschlagende Dominanz des einen Merkmales. In dieser Störung der „Kompositionsharmonie", um sich eines auf anderem Gebiete verwendeten Ausdruckes (Driesch) zu bedienen, zeigt sich nun wieder eine Analogie zwischen allelomorphen und Geschlechtsmerkmalen.

Haben die Versuche, an dem bereits ausgebildeten oder gar besamten Ei das Geschlecht noch zu induzieren, nach alledem wenig Aussicht auf Erfolg, so kann doch an eine Induktion in dem Sinne gedacht werden, daß unter dem Einflusse äußerer Faktoren bald mehr männliche, bald mehr weibliche Eier gebildet werden. Solche Angaben liegen für das Rädertier *Hydatina senta* vor. Hier soll das Ernährungsverhältnis des Weibchens zwischen Ausschlüpfen und Ablage des ersten Eies für alle Eier maßgebend sein. Bei schlechter Ernährung werden bloß kleine, männliche, stets parthenogenetisch sich entwickelnde Eier abgelegt, bei günstiger größere, weibliche, entweder parthenogenetisch

oder mit Besamung sich entwickelnde (Nussbaum, 139). Auch bei den Wirbeltieren sollen unter ungünstigen Bedingungen mehr Männchen entstehen, unter günstigen mehr Weibchen. Versuche mit Fröschen sind deshalb nicht einwandfrei, weil es möglich wäre, daß unter veränderten Bedingungen bald ein größerer Prozentsatz von Weibchen, bald von Männchen abstirbt, und daher die überlebenden bloß eine verschiedene Anzahl vortäuschen. In der Regel findet sich bei allen regelmäßig bisexuell sich fortpflanzenden Tieren, wenn genügend große Zahlen zusammengebracht werden, ein nicht weit von 1 : 1 abweichendes Verhältnis der Geschlechter (vgl. z. B. Standfuss, 179).

Dies entspricht wieder den Voraussetzungen der Kreuzungstheorie, da bei Annahme des Männchens als RR, des Weibchens als DR die vier möglichen Kombinationen R—D, R—R, R—D, R—R stets wieder zur Hälfte RD und RR, also Weibchen und Männchen in gleicher Anzahl ergeben werden. Bei Parthenogenesen kann sich dies ändern, da es auf das Schicksal der Richtungskörper ankommen dürfte, ob bei der Reduktionsteilung D definitiv ausgeschieden wird — Drohne! — oder durch Wiederverschmelzung neuerlich DR gebildet wird.

Auf botanischem Gebiete finden wir dieselben Erscheinungen wieder, die uns das Geschlecht bei den Tieren bietet. Auch hier läßt sich die Kreuzungstheorie anwenden. Kompliziert erscheinen die Verhältnisse durch das oftmalige Abwechseln von zwitterigen und eingeschlechtlichen Generationen (Correns, 52). Die Abhängigkeit der Formbildung von der Anwesenheit der Geschlechtsteile ist durch Kastrationsversuche noch nicht erwiesen. Doch dürfte die mit Degeneration der Blütenstände einhergehende „Vergrünung" der Blumen- und Staubblätter auf eine abhängige Differenzierung hinweisen. Induzieren läßt sich das Geschlecht bei zwitterigen Pflanzen mit getrennten Geschlechtsregionen, wie *Zea Mays*. Hier finden sich die männlichen am Ende des Blütenstandes, die weiblichen in Kolben darunter. Unter ungünstigen Ernährungsbedingungen wird an den Kümmerpflanzen nur die männliche Infloreszenz angelegt (Goebel, 11). Durch Abschneiden der Hauptachse vor Ausbildung der Infloreszenz werden seitliche Nebenachsen mit Infloreszenzen veranlaßt. Diese sind rein weiblich. Dies ist vielleicht nicht als Induktion, sondern als ein Ausdruck der Selbstdifferenzierung der weiblichen Region anzusehen. Eine Torsion der Sproßachse läßt in der weiblichen Region Verzweigungen mit teilweise männlichen Blüten hervorgehen (Blaringhem, 34). Hemmung der Nahrungszufuhr bringt also in diesem Falle wieder die latente männliche Blüte zum Vorschein.

2. Quantität der Form.

Eine jede Raumbegrenzung schließt die Meßbarkeit ihrer Größe in sich. Verändert sich die absolute Größe einer Form, so können sich dennoch die Größenverhältnisse gleich bleiben. Eine solche geometrische Aehnlichkeit zeigt sich im organischen Wachstum, insofern keine Aenderung in der Differenzierung der einzelnen Teile vor sich gegangen ist. Die Wahrung der Proportionalität ist nur dann möglich, wenn der Zuwachs in jeder Begrenzungsrichtung proportional der Entfernung der Begrenzungsfläche von einem als Anfangspunkt der Wachstumsrichtung angesehenen Punkte sich verschiebt. Diese Verschiebung ist das Längenwachstum, und ihre Größe der absolute

Längenzuwachs. Sollen zwei verschiedene Formen in bezug auf Längenzuwachs verglichen werden, so muß zu Anfang des zu bestimmenden Wachstums eine homologe Strecke oder andere Größe — Fläche, Volum, Masse — an beiden Formen gemessen werden. Der absolute Längenzuwachs, dividiert durch diese Zahlen, ergibt den vergleichbaren „relativen" Zuwachs. Der absolute Längenzuwachs, dividiert durch die Wachstumszeit, gibt den in der Zeiteinheit zurückgelegten Wachstumsweg, d. h. also die absolute Wachstumsgeschwindigkeit. In analoger Weise ist der Quotient aus relativem Längenzuwachs und Wachstumszeit als relative Wachstumsgeschwindigkeit zu bezeichnen. Die Wachstumsgeschwindigkeiten ein und desselben Exemplares nach verschiedenen Richtungen können verschieden sein. Aendert sich in aufeinander folgenden Zeiten die Geschwindigkeit in einer Richtung, so muß sie sich, falls keine Aenderung der Aehnlichkeit stattfinden soll, auch in einer anderen derart ändern, daß der Quotient aus den neuen Geschwindigkeiten dem aus den alten gleich ist. Dieser Quotient ist als „spezifische Wachstumsgeschwindigkeit" des Tieres, resp. Tierstadiums zu bezeichnen. In analoger Weise müssen Geschwindigkeiten für Oberflächenwachstum sich verhalten, und der Quotient muß das Quadrat des Längenwachstumsquotienten sein; beim Volum- oder Massenwachstum tritt an Stelle des Quadrates der Kubus dieses Quotienten.

Es kann nicht nur der Verlauf der Aenderungen in den Wachstumsgeschwindigkeiten während aufeinander folgenden Zeiten tierischer Entwicklung untersucht werden, sondern auch das gegenseitige Verhältnis der an einem Exemplare zu gleicher Zeit auftretenden Wachstumsgeschwindigkeiten verschiedener Richtung, endlich die Umkehrbarkeit des Wachstumsprozesses.

a) Wachstum.

Die bisher experimentell feststehenden Daten für den Verlauf der Größenzunahmen und die während der Entwicklung eines Tieres geltenden Wechsel der Wachstumsgeschwindigkeiten sind äußerst dürftig. Bei manchen Tiergruppen ist nicht einmal bekannt, ob sie ihr Wachstum überhaupt je abschließen, bevor sie absterben (vgl. Weichtiere, Amphibien). Meistens wird angenommen, daß die Embryonen zunächst nur wenig an Größe zunehmen, dann eine Periode raschen Wachstums folgt, dieses dann immer mehr sich verlangsamt, um bei Erreichung der Geschlechtsreife aufzuhören. Man spricht dann von „erwachsenen" Tieren. In Wirklichkeit stimmt die Größe zur Zeit der eben erreichten Geschlechtsreife bloß bei den Insekten und vielleicht einigen anderen Tracheaten mit der endgültigen Größe oder vielmehr Länge überein. Bei den höheren Wirbeltieren erlischt die Wachstumszunahme erst geraume Zeit nach erreichter Geschlechtsreife, bei den niedrigeren und den meisten wirbellosen vielleicht überhaupt nie. Es empfiehlt sich daher, eine „arterwachsene" Größe, welche die meisten geschlechtsreif gewordenen Exemplare einer Art erreichen, von einer „enderwachsenen" Größe, welche das Maximum der von einem Exemplare erreichbaren Größe darstellt, zu unterscheiden. Weiterhin sind noch die Metamorphosen erwachsener und geschlechtsreifer Zustände auseinanderzuhalten. Larven können sowohl vor Erreichung der arterwachsenen Größe (vgl. die Dissogonie der Cteno-

phoren), als auch nach Erreichung der arterwachsenen Größe (vgl. die Neotenie des Axolotl) geschlechtsreif werden. Die freilich noch recht lückenhaften Kurven für Längen- und Gewichtswachstum einiger Wirbeltiere, Insekten und Protozoen, sowie cellularer Vorgänge, zeigen eine Aneinanderreihung S-förmiger Stücke, die sich mit dem Verlaufe der Massenzunahme eines durch Fermentwirkung sich bildenden Stoffes vergleichen läßt [Katalyse (Loeb, 16), Autokatalyse (Robertson, 162), Autokatakinese (Wolfgang Ostwald, 22)]. Die Punkte, an welchen die S-Kurven aneinander stoßen, sind solche, in welchen irgendein Wechsel der physiologischen Prozesse stattfindet, bei Nagetieren die Geburt, die Aufnahme der eigenen Freßtätigkeit, die Geschlechtsreife (vgl. Ostwald, 22), bei Fröschen das Freiwerden aus dem Ei, der Schwund der äußeren Kiemenbüschel, die Metamorphose (vgl. Schaper, 168), bei Seidenraupen die Häutungen und Verpuppung (vgl. Luciani und Lo Monaco, 118). Auch zeigen gerade periodische physiologische Prozesse, wie Keimzellenbildung, mitotische Kernteilung, denselben Verlauf der Geschwindigkeitskurven in S-Gestalt. Betrachten wir die Gesamtkurve für das Wachstum der verschiedenen Tiere ohne Rücksicht auf diese physiologischen Zustandsschwankungen, so kommen für verschiedene Tiergruppen Unterschiede heraus. Tiere mit Metamorphose zeigen eine sich bis zu deren Eintritt immer stärker beschleunigende Wachstumsgeschwindigkeit (Insektenlarven, Kaulquappen), während sie bei anderen sich bis zur Geschlechtsreife annähernd gleichbleibt, um dann noch in fast unverändertem Maße weiterzubestehen (dekapode Krebse), oder bald allmählich auf Null herabzusinken (Säugetiere). Ob diese Unterschiede aber wirklich auf der Natur des Wachstums oder bloß auf ungenügender Genauigkeit der Messungen beruhen, läßt sich noch nicht mit Sicherheit sagen. Die Gewichtszunahme des nicht sich verwandelnden Karpfens wird als konkave Kurve angegeben, was einer immer stärker beschleunigten Wachstumsgeschwindigkeit entspräche. Aehnliche Kurven gibt die Quellung des Leimes, was an einen Zusammenhang in bezug auf Wasseraufnahme und Wachstumsgeschwindigkeit denken läßt, eine Bezeichnung, die für die S-Teilstrecken nicht anwendbar wäre.

Tatsächlich ist der Wassergehalt wenigstens bei den Kaulquappen ein beschleunigt ansteigender (Schaper, Davenport), wie ja Wasseraufnahme überall beim tierischen Wachstum eine Rolle spielt. Es werden die alten und neugebildeten Zellen durch das Wasser prall erhalten (vgl. tierischer Turgor, J. Loeb, 114). Bei den Warmblütern fällt der Wassergehalt noch vor der Geburt sehr bedeutend, was man in Beziehung setzen kann zum nicht konkaven Verlaufe der späteren Wachstumskurve. Das endliche Erlöschen der Wachstumszunahme ist auf die Unfähigkeit genügender Wasseraufnahme zurückführbar (vgl. Przibram, 25).

Für manche niedere Seetiere (vgl. Tubularia, J. Loeb, 116; *Dero*, Davenport, 4) liegt das Optimum der Wachstumsgeschwindigkeit nicht bei der Konzentration des natürlichen Seewassers, sondern bei einer niedrigeren. Diese vermag nämlich dem wachsenden Tiere mehr Wasser abzugeben.

Bei niederer Temperatur sinkt die Permeabilität lebenden Protoplasmas für Wasser und gelöste Stoffe (van Rysselberghe, 165). Unter solchen Umständen wird auch die Wachstumsgeschwindigkeit bei Kaltblütern herabgesetzt, und die Wachstumskurve fällt also ge-

streckter und weniger konkav aus als bei hoher Temperatur (vgl. z. B. Zellteilung des Seeigeleies, Erdmann, 70).

Die Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeiten durch Wärme folgt ganz im allgemeinen dem auch für andere physiologische Prozesse gültigen van't Hoffschen Gesetz der Verdoppelung bis Verdreifachung bei Erhöhung der Temperatur um 10° C (vgl. Przibram, 26).

Das Wachstum der Pflanzen weist in bezug auf alle angeführten Regelmäßigkeiten ein dem tierischen analoges Verhalten auf.

b) Formgleichgewicht.

Betrachten wir ein wachsendes Tier in aufeinander folgenden Zeiträumen, so scheint die Vergrößerung der Form lediglich der Ausdruck einer spezifischen Wachstumsgeschwindigkeit zu sein, welche dem alten Materiale in einer bestimmten Zeit eine bestimmte Menge neuen, dem alten gleichartigen Materiales hinzufügt. Allein so einfach dürfen wir uns den Vorgang nicht denken. Es findet fortwährend ein Verbrauch an altem Materiale, sei es zu funktionellen Zwecken, sei es zum Aufbau der starren Körperformen, statt. Dieser Ausfall an lebensfähiger Substanz muß wieder wettgemacht werden. Neben der Vergrößerung geht eine Auswechselung aller Zellen des Tierkörpers vor sich, die sogenannte „physiologische Regeneration". Wir haben uns daher den Zuwachs an Körpergröße als das Resultat aus zwei Vorgängen vorzustellen: der eine bewirkt fortwährend eine Verkleinerung der lebenden Substanzmenge, der andere eine Vergrößerung. Diese Vergrößerung muß zunächst eine Verkleinerung wettmachen, um dann erst tatsächlich ein Wachstum herbeizuführen. Es wird kein positives Wachstum eintreten, wenn zwischen Verlust und Ersatz ein völliges Gleichgewicht besteht, d. h. der Ersatz eben nur ausreicht, den Verlust wettzumachen. Dieses „physiologische Gleichgewicht" finden wir bei den enderwachsenen Tieren.

Bei Stadien, die sich in allen Wachstumsrichtungen proportional vergrößern, gibt die spezifische Wachstumsgeschwindigkeit ein Maß für den Ueberschuß an Wachstumsmenge. Mit der Abänderung äußerer Faktoren, z. B. Nahrungszufuhr, Wärme, Feuchtigkeit u. s. f., wird die spezifische Wachstumsgeschwindigkeit absolut verändert, ohne daß sie aber in verschiedenen Wachstumsrichtungen verschiedene Werte annehmen würde. Anders verhält es sich bei Störung dieses „Formgleichgewichtes" (Przibram, 154).

Entfernt man an einem wachstumsfähigen Tier einen Körperteil, ohne dadurch den Tod oder die völlige Entfernung der betreffenden Wachstumszone herbeizuführen, so gewahrt man alsbald eine Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit in der Richtung des wiederwachsenden Teiles. Die „Regenerationsgeschwindigkeit" ist also eine Beschleunigung der spezifischen Wachstumsgeschwindigkeit. Diese Beschleunigung nimmt in dem Maße ab, als das Regenerat sich der im Verhältnis zu den übrigen Teilen des Tieres richtigen Größe nähert (Przibram, 26). Je mehr von einem einheitlichen Körperteile entfernt wurde, um so größer ist diese Beschleunigung; ebenso, je mehr einander gleichartige Teile an ein und demselben Exemplare entfernt wurden bis zu einer gewissen Grenze (Zeleny, 211).

Für alle diese Beschleunigungsfälle läßt sich der Ueberschuß zur Vergrößerung dienenden Stoffwechselmaterials darauf zurückzuführen,

daß das gesamte in einer bestimmten Richtung gespeicherte Material ohne Abzug für Ersatzleistungen an bereits bestehenden Teilen zum Neubau verwendet wird. Bei den Tieren, welche die Haut in allen ihren Teilen periodisch in einem Stücke abwerfen, können wir hierdurch jene Zeit bestimmen, welche zur einmaligen Auswechselung des gesamten Integumentes, und wahrscheinlich zugleich aller übrigen Teile hinreicht. Es ist dies eben ein Häutungsintervall. Wird die auszuwechselnde Masse durch Entfernung einiger Teile verkleinert, so wird das Häutungsintervall verkürzt werden können, da die vollkommene Auswechslung bei gleichbleibendem Stoffwechselstrome weniger Zeit beanspruchen wird, falls nicht für die Regeneration entsprechend mehr verwendet wird. Solche Verhältnisse finden sich bei Krebsen in fortgeschrittenerem Alter; je mehr Beine amputiert werden, desto rascher tritt eine Häutung ein, und unabhängig von dem verschiedenen Zeitraume ihres Eintrittes hat bei ihr die spezifische Länge des Regenerates gleiche Größe erlangt, ein Beweis für die Abhängigkeit der Zuwachs- und Ersatzmengen voneinander (vgl. Zeleny, 210). Anderseits können Operationen eine Häutungsverzögerung herbeiführen, wenn die Regenerationsgeschwindigkeit gegenüber der Ersatzgeschwindigkeit bedeutend ist. Je mehr die Operation gegen die nächste Häutung zu hinausgeschoben wird, um so mehr Ersatzmasse ist dann bereits an die zu amputierenden Glieder verschwendet worden und hiermit der weitere Ersatz verzögert, so daß die nächste Häutung erst spät eintritt (vgl. Emmel, 68; Przibram, 150). Tritt aus irgendwelchen Gründen keine Regeneration ein, so ist, wie es die vorgeschlagene Theorie erfordert, stets eine Häutungsbeschleunigung zu konstatieren (vgl. außer d. vor. Zuelzer, 211).

Die Verteilung der verfügbaren Stoffmengen erklärt uns noch nicht, warum an den Verletzungsstellen wieder dieselben Gebilde, welche entfernt wurden, in der Regel in gleicher Verteilung der Qualitäten und in entsprechender Quantität neu entstehen. Auch diese Frage läßt sich jedoch auf Grund der Vorstellung eines gestörten Gleichgewichtes beantworten, unter der Voraussetzung, daß es bloß dort Regenerationen gibt, wo ohnehin ein fortdauerndes Wachstums- und Differenzierungsvermögen besteht, ein Satz, der durchgehends seine Bestätigung findet.

Dann stellt sich die wirklich realisierte Gestalt in einem jeden Zeitpunkte als Resultante aus den in verschiedenen Richtungen tätigen Wachstumskräften und den ihnen entgegenstehenden Hindernissen, wie Oberflächenspannungsdruck, Korrelation mit anderen Organen u. s. f., dar. Bei Entfernung eines Teiles werden die an ihm tätigen hindernden Druckkräfte mitentfernt, um im Laufe des Wiederwachsens in ganz analoger Weise geweckt zu werden, wie bei der erstmaligen Entwicklung, so daß die Regeneration fortwährend verlangsamt wird, und gerade zurzeit, wo sie die harmonische Gestalt wiederhergestellt hat, auch auf die normale spezifische Wachstumsgeschwindigkeit gesunken ist. Die einzelnen Qualitäten gehen nach gleichen, aber beschleunigten Reaktionen, wie bei der Ontogenese, auseinander hervor und müssen, ebenso wie chemische Prozesse in einem heterogenen Systeme, einem bestimmten relativen Gleichgewichtszustand zueilen. Dieser ist nichts anderes als die dem betreffenden Tierstadium zukommende Wachstumsform. Die verschiedenen äußeren Bedingungen, unter denen sekundäres und primäres Wachstum vor sich gehen, können es aber

mit sich bringen, daß der primäre Gleichgewichtszustand nicht mehr erreicht werden kann, weil eine zu frühzeitige Fixierung den weiteren Verlauf hemmt. Solche „Hypotypien“ (Giard, 75) täuschen dann oft phylogenetisch ältere Formen vor.

Müssen wir den meisten Wachstumsrichtungen die Fähigkeit fortdauernder Selbstdifferenzierung zusprechen, so kommen wir nun auf die merkwürdigen Abhängigkeiten des Wachstums verschiedener Richtungen voneinander zu sprechen. Zunächst bringt es die Förderung der Wachstumsgeschwindigkeit in der Richtung eines Verlustes mit sich, daß bei gleichbleibender Nährstoffzufuhr die übrigen Richtungen eine Einbuße erleiden, also die Gesamtgröße herabgesetzt wird. Umgekehrt können, wenn keine Regeneration mehr eintritt, andere Teile an dem nun überschüssig gewordenen Materiale für das endgültig Verlorene partizipieren, „kompensatorische Hypertrophie“.

Eine besondere Korrelation finden wir öfters zwischen Organen der rechten und linken Körperhälfte (vgl. I, C, 2; I, G, 2), die normalerweise asymmetrisch ausgebildet sind. Es tritt an Stelle des amputierten größeren und reicher differenzierten Organes einer Seite ein kleineres und weniger differenziertes, während sich das früher kleinere der Gegenseite vergrößert und weiterdifferenziert. Für diese Fälle stellt die Asymmetrie für einen jeden gegebenen Zeitpunkt das Formgleichgewicht dar. Das größere Organ hemmt die Differenzierung des kleineren. Wird jenes entfernt, so ist nunmehr das kleinere im Vorteile, wächst und differenziert sich unter Hemmung der Gegenseite weiter, bis das Formgleichgewicht wiederhergestellt ist. Diese Umkehr kann jedoch nur eintreten, insofern die Wachstumsgeschwindigkeit gegenüber der Regenerationsbeschleunigung noch groß ist, denn sonst überholt diese letztere noch vor der Umwandlung das Wachstum der Gegenseite und stellt das Formgleichgewicht mit unveränderten Seiten wieder her (vgl. Przibram, 26). Daher kehren die rasch wachsenden jungen und kleinen heterochelen Krebse um, während größere Exemplare derselben und verwandter Arten direkt regenerieren oder vorübergehend Gleichscherigkeit aufweisen. Bei manchen Gattungen ist die Verschiedenheit in dem Wachstum der rechten und linken Schere von Anfang an derart groß, daß die regenerierende Schere, soweit bekannt, unter allen Umständen noch früher den differenzierten Zustand erreicht als die sehr schwach ausgebildete Gegenseite, so bei der Winkerkrabbe und bei den Einsiedlerkrebsen (vgl. Przibram, 149). Schon die Fälle direkter Regeneration, in der eine Funktion des Regenerates, infolge seines Einschlusses in ein Hautsäckchen, ausgeschlossen erscheint, machen es unwahrscheinlich, daß die funktionelle Beanspruchung für die Umbildung der kleinen in eine große Schere herangezogen werden könnte. Aber selbst eine formative Funktion des Nerven wird durch Versuche mit der Nervendurchtrennung ausgeschlossen. Eine solche wirkt nur im Sinne der Herabsetzung der Wachstumsgeschwindigkeit, vermag aber nicht die Umkehr oder direkte Regeneration weiter zu hindern. Die Korrelation der Scheren beider Körperseiten ist also auch nicht auf eine nervöse Verbindung zurückzuführen (vgl. Przibram, 26), wie ja der Eintritt der Regeneration an und für sich nicht vom Funktionieren (vgl. I, B, 2) oder sonst vom Nervensysteme (vgl. II, B, 1) abhängt.

Das zunehmende Wachstum funktionell beanspruchter Teile durch äußere Reize ist als Folge des rascheren Verbrauches anzu-

sehen, der gleich dem Verluste ganzer Organe eine Wachstumssteigerung hervorruft. Solcher Verbrauch stört das physiologische Gleichgewicht, indem rascher als sonst Ersatz aus dem Stoffwechsel nachbezogen wird, und der einmal im vorteilhafteren Stoffwechselstrome befindliche Teil über andere ein Uebergewicht erlangt.

Das Wachstum der Pflanzen bietet viele schlagende Parallelen zu dem eben besprochenen Formgleichgewichte der Tiere. Das Verhältnis der Regeneration zum Wachstum tritt klarer hervor, da physiologische Erneuerungen wenig in Betracht kommen, sondern stets die Wachstumsfähigkeit mit einer evidenten Vergrößerung einhergeht. Nur die ohnehin wachsenden Pflanzenteile sind regenerationsfähig (Goebel, 11). Jene Blätter, deren Vegetationspunkt an der Spitze des Sprosses liegt, sind bloß an der Spitze, jene, deren Wachstum von der Basis durch Nachschieben stattfindet, bloß an der Basis regenerationsfähig (vgl. Figdor, 72; Przibram, 151).

Sehr auffällig sind Korrelationen zwischen gleichwertigen, aber infolge ihrer Stellung verschieden geförderten Organen. Wird z. B. bei Nadelhölzern und anderen Bäumen der Endsproß abgeschnitten, so bemächtigt sich der nächststehende Seitensproß des für den Endsproß bestimmten Nährmaterials und erreicht unter Aufwärtsstellung die größere Stärke des Endsprosses (vgl. Goebel, 11).

Ohne Verletzung kann das gleiche Resultat durch Schiefstellung der Hauptachse erreicht werden: es hat dann der senkrecht gestellte Seitensproß jetzt dieselbe Lage, wie früher der Hauptsproß, inne und erfährt dieselbe Förderung. Zugleich büßt er die Dorsoventralität zugunsten eines radiären Baues ein; auch die einzelnen Blätter verändern ihre Asymmetrie entsprechend, falls bei der betreffenden Pflanzenart „Anisophyllie“ geherrscht hat (vgl. Figdor, 10). Einen besonderen, der Heterochelie bei den Krebsen gut vergleichbaren Fall stellen die sonst nicht induzierbaren, sehr verschieden großen Keimblätter von Gesneriaceen dar: wird das eine, größere Keimblatt entfernt, so wächst das andere zum größeren aus, wobei an der verletzten Seite eine rudimentäre Ersatzbildung auftreten kann (Hering, 87; Pischinger, 144).

c) Umkehrbarkeit.

Nicht jede tierische Formbildung ist mit einer Größenzunahme verknüpft. Normalerweise kommen Größenreduktionen im Verlaufe der Entwicklung bei Metamorphosen vor. Namentlich Parasiten erfahren Reduktionen an fast allen Organsystemen. Außerdem können durch abnormale Verhältnisse die meisten Tiere gezwungen werden, Rückbildungen und Verkleinerungen an manchen Organen vorzunehmen, um anderen zum Wachstum zu verhelfen oder sogar den ganzen Körper auf einen verkleinerten Maßstab zu bringen. Insofern die Verkleinerung ohne zeitweilige Einschmelzung der sichtbaren Form lediglich durch ein Herabsetzen der Wachstumsgeschwindigkeit noch unter die normale physiologische Ersatzgeschwindigkeit geschieht, können wir nur von einem „negativen Wachstum“ sprechen. Wenn zunächst eine Rückkehr der bereits differenziert gewesenen Teile auf ein früheres Stadium stattfindet, so darf von einer „Umkehrbarkeit des Lebensprozesses“ die Rede sein. Eine solche kommt bei dem Zurückfließen des Hydrantenmaterials in den Stamm bei Verletzung

von Polypen der *Campanularia* vor (J. Loeb, 115). Völlige Einschmelzungen und Wiederaufdifferenzierung finden wir bei vielen anderen totipotenten Tieren (vgl. I, C, 2; I, F, 2). Aber auch bei höheren Tieren erleiden die Verletzungsflächen nahestehender oder correlierter Teile (vgl. I, H, 2; II, B, 2) zunächst Rückbildungen, wenn Regenerate auswachsen. Bei Hungerzuständen erleiden niedere Tiere eine Rückbildung der verschiedenen Organe in ähnlicher Reihenfolge, wie nach Verletzungen (vgl. Schultz). Die Proportionalität ihrer Form bleibt aber mehr weniger gewahrt. Bei höheren Tieren pflegt die Ausbildung fester Teile ein Heruntergehen unter eine bestimmte Größe zu verhindern. Doch lassen sich noch bei Krebsen unter Kombination von Verletzung und Hungern Verkleinerungen des ganzen Tieres herbeiführen, welche völlig die Proportionalität wahren (vgl. I, G, 2). Ist nämlich die Wachstumsgeschwindigkeit durch Amputation an bestimmten Stellen erhöht und die Ersatzgeschwindigkeit im ganzen beschleunigt, ohne daß dabei durch Nahrung eine absolute Vermehrung der Gesamtmasse möglich ist, so muß die Wachstumsgeschwindigkeit mit Ausnahme der bevorzugten Stellen negativ werden.

Die Pflanzen werden entsprechend dem Fehlen eines physiologischen Ersatzstoffwechsels und dem Persistieren bereits fest differenzierter Gebilde die Erscheinung des negativen Wachstums selten aufweisen. In gewissem Sinne kann man das Einziehen der mehrjährigen Pflanzen als eine Umkehr eines Lebensprozesses ebenso wie bei *Campanularia* auffassen. Bei Neubildungen gehen auch im Pflanzenreiche Dauerzellen wieder in den embryonalen, teilungsfähigen Zustand über. Es gehen dann aber meist ganze, kleine Pflanzen als „Adventivbildungen“ aus solchen Stellen hervor, und irgendwelche Verkleinerung des erzeugenden Stückes in bestimmten Richtungen ist nicht wahrzunehmen (vgl. Goebel, 11).

3. Quotität der Form.

Wir sind gewohnt, jedes Tierexemplar aus einer Substanzmenge bestimmter absoluter Größe hervorgehen zu sehen; das entwickelte Tier weist in der Regel eine ganz feststehende Anzahl eines jeden Organes auf, die wieder zueinander in einem bestimmten negativen Größenverhältnis stehen. Es fragt sich nun, ob die für eine Person vorbestimmte Masse unter allen Umständen bloß ein Exemplar mit der bestimmten Anzahl gleichwertiger Organe im gleichen relativen Größenverhältnisse liefert oder ob einige oder alle dieser Anzahlen variabel sind. Es erheben sich also die Fragen: a) Gegeben eine zusammenhängende tierische Substanzmenge bestimmter absoluter Größe, läßt sich die Anzahl der zu bildenden gleichwertigen Organe abändern und wie verhält sich dann ihre relative Größe? b) Eine tierische Substanzmenge wird in mehrere Teile geteilt, wie verhält sich dann die Anzahl der gleichwertigen Organe in jedem Stücke und deren Größenverhältnis? c) Zwei oder mehr tierische Substanzmengen werden vereinigt, wie verhält sich die Anzahl der gleichwertigen Organe und deren Größenverhältnis zu einer einfachen tierischen Substanzmenge?

a) Hypertelie.

In allen Tierklassen finden sich gelegentlich Exemplare mit Organen in überschüssiger Anzahl, und sehr oft können wir willkürlich solche hervorrufen (vgl. I, C, 3; I, D, 3; I, G, 3; I, H, 3; II, B, 3; II, C, 3; II, D, 3; II, E, 3). Maßgebend ist die Zerlegung jener Zone, die ein bestimmtes Organ zur Ausbildung bringen soll, in mehrere Wachstumsabschnitte, deren jeder alle zur Formbildung notwendigen Faktoren in sich enthält und dieselben gerade so betätigt, als ob kein Zusammenhang der übrigen Körperteile bestehen würde. Diese Zerlegung kann bei Eiern am besten durch Verschiebung von Blastomeren, bei ausgeschlüpften Tieren durch Anlage klaffender Wundflächen erzielt werden. Die erhöhte Wachstumsgeschwindigkeit der Regenerate bringt es bald mit sich, daß die Mehrfachbildungen nicht in der Größe hinter den einzelnen Bildungen zurückstehen, außer wenn eine ungenügende Blutzufuhr dies hindert. Durch die überschüssigen Gebilde wird dem übrigen Körper Substanz entzogen, so daß er hinter der normalen Ausbildung zurückbleiben kann, auch die Geschlechtsreife nicht zu erlangen braucht (vgl. Tornier, 189). Die Polaritätsverhältnisse überzähliger Bildungen sind gelegentlich der Induktion von Qualitäten besprochen worden (1, a).

Unterbrechung der Wachstumskontinuität und Selbstdifferenzierung der zerlegten Zone finden wir in gleicher Weise bei den Pflanzen für Mehrfachbildungen verantwortlich. Es sei an das Auftreten von neuen Sprossen und Wurzeln unter resp. oberhalb einer „Ringelung“, d. h. Unterbrechung des lebenden Rindengewebes bei Weiden u. a., an die durch Spaltung erzeugten Blüten-, Wurzel- und Blattdoppelbildungen u. s. f. (vgl. Goebel, 11) erinnnert.

b) Individuation.

Wird die Spaltung eines Tierexemplares völlig durchgeführt, so werden aus einem Tiere zwei oder mehrere erhalten, falls es sich um Teilstücke handelt, die, auch im Zusammenhange belassen, jeden fehlenden Teil aus einer entsprechend gelegenen Wundfläche hervorgebracht hätten. Bei Eiern kommt es darauf an, ob jedes Stück von allen Eizonen erhalten hat, und ob die Beschaffenheit des Plasmas eine Regulation zuläßt (vgl. Przibram, Embryogenese). Das Größenverhältnis der verschiedenen Organe bleibt annähernd das gleiche, falls die verschiedenen Zonen mit annähernd aliquoten Teilen vertreten waren. Da jedoch ohne Veränderung der Differenzierung die Zellgröße eine fixe zu sein pflegt (Driesch), ist jedes Organ der verkleinerten Exemplare aus der halben Zellenzahl zusammengesetzt (vgl. Przibram). Wie weit es später zu einer Wiederherstellung der normalen Anzahl Zellen und der absoluten Tiergröße kommen kann, ist nicht bekannt. Aus einem Ei oder einem anderen totipotenten Tierteilstücke können sehr viele Teilexemplare erhalten werden, namentlich wenn sukzessive Teile abgetrennt werden. Doch läßt sich für jede Tierart ein Minimum an Masse finden, das nicht mehr entwicklungsfähig ist.

Die Individuenbildung durch Teilung und Regeneration ist von der Anwesenheit der Keimdrüsen unabhängig; sofern sich keine Geschlechtsorgane in dem verwendeten Teilstücke befanden, können sie auch neugebildet werden (Driesch, 62; Morgan, 130). Kastration bei höheren Tieren hebt auch die Regeneration anderer Organe nicht

auf (Tornier, 185). Manche Tiergruppen zeigen normalerweise eine Abwechslung zwischen geschlechtlicher und Fortpflanzung durch Teilung, so die Polypomedusen, die Bandwürmer, die Salpen.

Allbekannt ist die große Rolle, welche die Vermehrung durch Abtrennung vegetativer Stücke bei den Pflanzen spielt, wo auch häufig alternierende ungeschlechtliche und geschlechtliche Generationen vorkommen, so bei den Farnen. Bei anderen, die künstlich durch Stecklinge vermehrt werden, wie bei den Trauerweiden, scheint die Fähigkeit, Geschlechtsorgane hervorzubringen, abhanden gekommen zu sein.

c) Koaleszenz.

Die Konjugation der Einzelligen und die Besamung der Eier bei allen übrigen Tieren sind tausendfältige Beweise für die Möglichkeit, zwei getrennte Keime zu einer gemeinsamen Form zu vereinigen. Man wende nicht ein, daß es sich hierbei um die ursprüngliche Entstehung eines Lebewesens aus zwei notwendigen Faktoren handelt, denn die weite Verbreitung natürlicher und noch mehr der Nachweis künstlicher Parthenogenese (vgl. das Kapitel dieses Handbuches über Fortpflanzung!) schließt eine solche Deutung völlig aus. Die normale Halbierung der Chromosomenzahl in den reifen Keimzellen verhindert auch nicht deren spätere Kompletierung ohne Besamung, und die Bildung der richtigen Anzahl von Organen bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern. Abgesehen von der Vereinigung der beiden verschiedenen Geschlechtszellen, gelingt aber auch die Verschmelzung von zwei befruchteten Eiern (vgl. I, C, 3; I, D, 3) oder von reduzierten Tieren (vgl. I, B, 3), woraus einheitliche Exemplare hervorgehen können. Bestimmend wirkt bei den Eiern die Orientierung der Achsen und das Stadium der Differenzierung. Parallele Orientierung auf frühen Stadien gibt vollkommene Einheitlichkeit; alle Organe sind in richtiger Anzahl doppeltgroß gebildet, deren Zellen entweder doppeltgroß oder in richtiger Größe, aber doppelter Anzahl. In seltenen Fällen gelang auch die Verschmelzung der Körper von zwei nicht konjugierenden Protozoen (vgl. I, A, 3).

In allen Tierklassen lassen sich Transplantationen von Stücken eines Tierkörpers auf einen anderen durchführen; dabei können die beiden Komponenten so gewählt werden, daß jede für sich nicht lebens- oder regenerationsfähig wäre (vgl. Radiolarien I, A, 3; Regenwürmer I, C, 3; Antedon I, D, 3; Schnecken I, A, 3; Schmetterlinge I, H, 3; Frösche II, B, 3). Die Einheitlichkeit erstreckt sich nicht nur auf die motorischen Reaktionen, sondern bei Puppen oder Kaulquappen auch auf die Absolvierung der Metamorphose. Während sich analoge Organsysteme finden und vereinigen, ist irgendein Einfluß nicht harmonisch vereinigter Stücke in bezug auf Ausbildung der Organe weiter nicht zu bemerken. Eine Ausnahme scheinen sehr kleine Stücke zu machen, welche bei inverser Aufpfropfung den für sie „falschen“, aber zum Ganzen richtigen Pol ausbilden (vgl. I, B, 3 und I, C, 1). Es ist wohl mehr als fraglich, ob diese anscheinende Umstimmung wirklich auf einer Ueberwindung der Polarität des kleinen Stückes durch das große beruht. In besserer Uebereinstimmung mit allen Regenerationserscheinungen stünde es, anzunehmen, daß es sich hierbei stets um kleine, nicht totipotente Stücke handelt, die ohne Vereinigung zwei gleiche Pole ausgebildet hätten (vgl. I, C, 1, Induzieren

der Gleichpoligkeit!). Artcharaktere bleiben bei Verwendung von zwei artverschiedenen Komponenten stets unverändert. Die Gewebe der zwei verschiedenen Arten können ganz harmonisch zusammen ein Organ, z. B. den Schwanz einer Kaulquappe, bilden.

Die Vereinigung von Pflanzenstücken, die sogenannte Pfropfung, ist besser bekannt als die tierische Transplantation. Die „Chimären" (Winkler, 203, 204) bilden einen Parallelfall zu dem letzterwähnten Beispiele. Es wachsen bei ihnen Zweige mit den Eigenschaften einer Nachtschattenart an den Blättern einer Seite und denen einer anderen an der gegenüberliegenden aus der Pfropfstelle hervor.

Natur der formbildenden Kräfte.

Bei dem jetzigen Stande der Wissenschaft müssen wir ohne Umschweife zugeben, daß die Natur der formbildenden Kräfte des Organismus nicht völlig aufgeklärt ist. Vergleichen wir die Erscheinungen der organischen Formbildung mit der Wirksamkeit anderer, uns bekannter Naturkräfte, so können wir jedoch bestimmen, welche von diesen nicht in Betracht kommen und so per exclusionem jene Stellung bezeichnen, welche die organische Formbildung einzunehmen hat.

Es sind eigentlich drei Dinge, die unter den Begriff „Ursachen der Formbildung" fallen: erstens die Frage nach dem ersten Zustandekommen jener Kräftekonstellation (Siegel), die eine bestimmte Form erzeugt, zweitens die Frage nach der Entstehung jedes einzelnen Formteiles, drittens die Frage nach dem geordneten Zusammenhange der „Kompositionsharmonie" (Driesch).

Leider hat die erste Frage, welche die Entstehung der Arten in sich schließt, bis vor kurzem eine rein morphologische historische Bearbeitung erfahren, die sich mit Schlagworten, wie Selektion, Anpassung, Kampf ums Dasein u. s. f. abfand, ohne die Natur der wirksamen Kräfte irgendwie zu untersuchen. Die Aufeinanderfolge verschiedener Stadien wurde von dieser Richtung ohne Rücksicht auf die Beschaffenheit der Baumaterialien als historisch gegeben angesehen und hierin eine Lösung des Problemes erblickt. Die Ontogenese ist eine „Rekapitulation der Phylogenese" (Haeckel), die Regeneration eine „Folge oftmaligen Verlustes" (Lessona), die zweckmäßige Komposition durch „natürliche Auslese des Passendsten" entstanden. Ausgehend von dieser Anschauung wurde der Aufbau des Körpers aus Elementarteilchen vorgestellt, die wie starre Ziegelsteine sich in verschiedener Architektur nebeneinander lagern würden, und das Funktionieren wurde mit dem einer starren Maschine, etwa einer Lokomotive, verglichen. Diese Maschine mußte mit der Fähigkeit, sich selbst zu vervielfältigen, ausgestattet werden; da die Erscheinungen der Regeneration die Fähigkeit nicht auf die Geschlechtszellen beschränkt erscheinen lassen, wurde überdies jeder Maschinenteil mit einer Reihe von Ersatzteilen ausgestattet, die ihn bei Verlust ersetzen könnten (Weismann). Aber auch in dieser komplizierten Gestalt kam die „Maschinentheorie" mit den Erfordernissen in Konflikt: sie mußte die Vererbung erworbener Eigenschaften überhaupt leugnen, falls sie keinen „Weg" für die Beeinflussung der Keimprodukte durch das Soma sich vorstellen konnte oder eine Wanderung von gemmulae aus dem Körper in die Keimzellen zurück fingieren (Darwin). Sodann blieben die Erscheinungen der Kompensation an verschiedenen Stellen

des Somas aus demselben Grunde unerklärlich. Endlich vervielfachte das Bekanntwerden der Eiregulationen noch die Schwierigkeiten der Reservekeime bedeutend. Namentlich konnte die Aufrechterhaltung der „Kompositionsharmonie“ nicht plausibel gemacht werden.

Das Scheitern der Erklärung durch mechanische Kräfte mußte fast naturgemäß einen Rückschlag provozieren, der nunmehr alle anorganischen Kräfte verwarf und ganz andere Prinzipien für die Organismen verwendet wissen will. Während in der anorganischen Natur das zeitlich Vorhergehende das Nachfolgende bewirkt, soll es in der organischen Natur ein vitales Prinzip geben, eine Zweckkraft oder Entelechie (DRIESCH), welche als zu realisierende Gestalt das Vorhergehende in bestimmte Bahnen lenkt. Sie wäre die Erklärung für die sämtlichen Regulations-, Kompensations- und Regenerationserscheinungen. Die körperlichen Substanzen liefern bloß die Mittel für diese selbständig wirkende ordnende Hand (REINCKE). Auch die Willenshandlungen sollen der gleichen Gesetzmäßigkeit folgen (DRIESCH). In beiden Fällen liefere Verschiedenes als Ausgangspunkt dasselbe als Endprodukt. Dies ist freilich nicht ganz richtig: ein Eibruchteil liefert zwar unter Umständen eine Ganzform, ebenso wie das unverletzte Ei, aber doch eine verkleinerte, also der Quantität nach verschiedene; sodann sind aber für die Qualität gerade die Umstände maßgebend, indem bloß Eibruchstücke mit Anteil aus allen Zonen vollkommene Formen ausbilden können. Also ist der Ausgangspunkt, nicht der Endpunkt für die Formvollendung maßgebend. Bei den Regenerationen zeigen die gleichpoligen Formen aufs deutlichste die Wichtigkeit des Ausgangspunktes. Wenn auf eine in verschiedener Sprache erlangte Kunde die gleiche Willenshandlung erfolgt, so ist dies auch nicht beweisend für den Einfluß des Endpunktes, denn dieses Resultat ist ausschließlich von der vorhergehenden Erlernung der beiden Sprachen abhängig. Die Verknüpfung oder Assoziation der Worte beider Sprachen mit den Begriffen bilden zwei gleichwertige Klaviaturen als Ausgangspunkte für den Ablauf der Handlung; diese selbst ist aber gänzlich von den vorher erworbenen Erfahrungen, man könnte sagen der „Gehirnkonstellation“, abhängig.

Der Vitalismus wird in bezug auf die Artbildungsfrage durch den extremen Lamarckismus (PAULY) ergänzt, welcher das Eintreten einer zweckmäßigen Abänderung auf ein Bedürfnis hin als primäre Eigentümlichkeit des Organismus annimmt.

Ohne die Annahme zwecktätiger Kräfte ist die Analogie zwischen Gedankenassoziationen und Formbildungen von anderer Seite zur Gewinnung allgemeiner Gesichtspunkte herangezogen worden. Besonders auf die Eigenschaft, bei Wiederholung in verstärktem Maße aufzutreten, und auf den geordneten Ablauf einmal miteinander verknüpfter Prozesse wurde Gewicht gelegt. Das „Gedächtnis“, d. h. die Bewahrung des erhaltenen Eindruckes, wäre eine allgemeine Eigenschaft der organisierten Materie (HERING), die bei der Vererbung altererbter und erworbener Eigenschaften und bei der Rekapitulation phylogenetischer Stadien in Ontogenese und Regeneration dieselbe Rolle spielen würde, wie bei Instinkten und der Willenshandlung (SEMON).

Diese Formulierungen, so interessant sie erscheinen mögen, bringen doch keine Einsicht in die Verknüpfung des Materials mit

der Produktion von Form. Ein gleiches muß von der Annahme einer vitalen oder Lebensenergie (OSTWALD) gesagt werden.

Könnten aber nicht bekannte Energiearten für das Auftreten der Formbildungskräfte in den Lebewesen maßgebend sein? Oberflächlich betrachtet, scheinen Elektrizität und Magnetismus in der Polarität ein Analogon zur organischen Form zu bilden. Die auftretenden elektrischen Potentialgefälle sind aber von der Form des organischen Poles unabhängig (vgl. I, C, 1), und magnetische Wirkungen sehen wir überhaupt nicht auftreten. Wärme kommt nur für die Quantität der Formbildung in Betracht, während strahlende Energien selten und nur als Produkte entwickelter Organe zu beobachten sind. Die Unabhängigkeit der tierischen Entwicklung von Licht und auch von der Schwerkraftrichtung schließt auch die letztere aus.

Es bleiben demnach noch jene Energiearten übrig, welche an den Stoff gebunden bleiben müssen: die Oberflächenspannung, die Kristallisationskraft und die chemische Energie. Die Beteiligung der Oberflächenspannung, welche runde Formen erzeugt, ist mehrfach erläutert worden (SPAULDING, 177, vgl. auch LE DUC, 109). Ebenso klar ist es, daß diese Energie für sich allein keine besonderen Formen zu erzeugen vermag. Anders verhält es sich mit der Kristallisationskraft. Im Tier- und Pflanzenkörper kommen kristallisierte Abscheidungen vielfach vor, die unter anderem an der Formbildung der Skelettstücke Anteil nehmen können. Es fehlt nicht an Theorien, welche die Organismen selbst als Kristalle aufgefaßt haben (NAEGELI, SEHRWALD). Eine solche Auffassung muß als voreilig bezeichnet werden. Wir sehen die große Masse der lebenden Substanz aus nicht kristallisierten Substanzen, den Kolloïden, bestehen; auch kennen wir andererseits keinen Kristall, der an verschiedenen Stellen verschiedene chemische Substanzen ablagern würde. So groß daher die Aehnlichkeit zwischen Formbildung der Kristalle (LEHMANN, SCHRÖN, HERRERA etc., vgl. PRZIBRAM, 153) und der Organismen sein mag, dürfen wir nie vergessen, daß die ersteren aus einer homogenen Substanz, die letzteren aus chemisch differenzierten Teilen, eben den Organen, zusammengesetzt erscheinen. Hiermit kommen wir auf jene Energie, welche unzweifelhaft der Formbildung der Kristalle zugrunde liegt, nämlich die chemische. Niemand zweifelt an dem Zusammenhange der Kristallgestalt und der übrigen polaren Eigenschaften des Kristalls mit Eigentümlichkeiten (der molekularen Konfiguration?) des verwendeten Stoffes.

Sollte nicht auch der Chemismus der lebenden Substanz für ihre Formbildung in erster Linie maßgebend sein? Die Annahme „formbildender Stoffe“ ist alt (BONNET, DUHAMEL), hat aber erst in neuerer Zeit durch die konsequente Anwendung der experimentellen Methode und die Fortschritte der chemischen Physiologie eine solche Ausbildung erfahren, daß wir uns ein halbwegs befriedigendes Bild von dem Zusammenhange der Form und den Substanzen machen können.

1a) Organisation: Zur Formbildung der Zelle sind zwei chemisch verschiedene Substanzen, Kernstoff und Plasma, notwendig. Das Ei besteht zudem aus verschiedenen Zonen von (unmischbaren?) Stoffen, die aber keineswegs mit den optisch sichtbaren oder durch Zentrifugieren trennbaren identisch sein müssen. Jede Eizone ist für ganz bestimmte Formbildungen verantwortlich. Bei Zerteilung geht ein neues Ganzes hervor, wenn die ursprüngliche Stoffverteilung wiederhergestellt werden

kann. Diese Regulation mag eine automatische Folge der Oberflächenspannungsverhältnisse der Zellen und unmischbaren Zonenstoffe sein. Die Polarität beruht zum Teil auf der ursprünglichen Stoffschichtung, welche bestimmte Beziehung zur Kernstellung und zum Elternorganismus besitzt. Sodann ist jedoch die Polarität auf zweierlei Art veränderlich: erstens können fremde Pole durch Anhäufung der entsprechenden Stoffe infolge Einwirkung äußerer Faktoren auf den Stoffwechselstrom an beliebigen Stellen totipotenter, d. h. hier mit allen notwendigen Stoffen ausgestatteter Ganze oder Teilstücke entstehen (Pflanzen — Sachs, Polypen — Loeb); zweitens können Stücke mit beschränkter Potenz, denen eben die chemischen Stoffe des zweiten Poles fehlen, nach jeder Richtung ihrer Achse gleiche, ihrem Chemismus entsprechende Pole ausbilden, falls die oben besprochene Regulation durch die Zellenbeschaffenheit ermöglicht wird (Przibram).

1 b) Spezifität: Die verschiedenen Tierarten und Tierrassen sind chemisch in allen lebenden Teilen verschieden, selbst die anorganischen, teilweise kristallisierten Abscheidungen sind durch die Anwesenheit des Plasmas zu verschiedenen Formen ausgebildet. Die neuere Vererbungslehre (Mendel) stellt die freie Kombinierbarkeit der Charaktere außer Zweifel. Bestimmte Kombinationen, welche bisher als „Atavismen" aufgefaßt wurden, lassen sich als Komplettierung der Gesamtform aus den auf zwei verschiedenen Rassen verteilt gewesenen und daher unwirksam gebliebenen Faktoren einer chemischen Reaktion verstehen. Bei der Vereinigung artverschiedener Komponenten bildet jedes Stück unbeirrt den seinem Chemismus entsprechenden Artcharakter aus. [Die Vererbung erworbener Eigenschaften ist als eine analoge Veränderung des Chemismus der Keimzellen wenigstens denkbar.]

1 c) Sexualität: Die Geschlechter sind wahrscheinlich als „Allelomorphe" innerhalb jeder Art oder Rasse zu unterscheiden, und schon als solche, wie sich öfters in den sekundären Geschlechtscharakteren zeigt, chemisch different. Vielleicht sind in manchen Fällen die letzteren von einer inneren Sekretion chemischer Stoffe aus den Keimdrüsen abhängig. Jedenfalls sind die Keimzellen der beiden Geschlechter chemisch verschieden. Der verschiedene Chemismus analoger Geschlechtszellen verschiedener Arten spricht sich auch in der Befruchtungsfähigkeit aus (vgl. Befruchtung!).

2 a) Wachstum: Das Wachstum ist fortwährend mit chemischen Veränderungen verbunden. Seine Kurve verläuft in jedem einzelnen Abschnitte nach der Art von katalytischen Reaktionen. Seine Steigerung durch Wärme entspricht der auch für andere chemische Prozesse gültigen Regel einer Verdoppelung bis Verdreifachung bei zehngradiger Temperaturerhöhung (RGT-Regel); diese gilt ebenso für die Bewegung kaltblütiger Tiere oder freigelegter Warmblütermuskeln.

2 b) Formgleichgewicht: Der Prozeß der Regeneration ist nichts anderes als eine Beschleunigung des im Gange befindlichen Wachstums. Die Ursache der Beschleunigung ist die Störung des dynamischen, physikalischen und chemischen Gleichgewichtes. Ersteres, weil eine Verletzung Veränderungen der Oberflächenspannungen setzt, die den Widerstand gegen das Wachstum an der Verletzungsstelle herabmindern; letzteres, weil bei Entfernung bereits abgegliederter Phasen in einem heterogenen Systeme das chemische Gleichgewicht in der

Richtung verschoben wird, daß zunächst diese Phasen wiederhergestellt werden (vgl. Przibram, 153). Beide Gleichgewichtsstörungen wirken also automatisch in der Richtung ihres Ausgleiches, solange der Stoffwechselstrom den Bezug neuen Materials erlaubt.

2c) Umkehrbarkeit: Wie in einem reversiblen, heterogenen, chemischen Systeme vermögen die Formbildungsvorgänge ihre Richtung umzukehren, wenn die äußeren Bedingungen derart abgeändert werden, daß an Stelle von Energiezufuhr Energieabnahme tritt. Das kommt namentlich bei starker Verkleinerung des Organismus ohne Möglichkeit von Nahrungszufuhr zustande, aber auch bei Reduktion durch Zerstückelung oder Hunger, jeden Faktor allein genommen.

3a) Hypertelie: Hängt die Organbildung von der chemischen Beschaffenheit der Bildungszone zusammen, so wird jeder Teil, der alle für das betreffende Organ notwendigen Stoffe besitzt, auch dann das Organ aufbauen, wenn er nur einen Bruchteil dieser Stoffe erhält. Gelingt es, die Bildungszone auf mehrere Teile ohne völlige Absonderung vom Organismus zu zertrennen, so findet der Chemismus an jeder freien Fläche die gleichen Bedingungen und bringt daher ebensoviele Organe hervor, als solche gesetzt wurden. Bei zentripetal gewendeten Flächen muß aber hierzu die 1a) besprochene Regulation dies ermöglichen.

3b) Individuation: Jeder, alle chemischen Baustoffe enthaltende Teil eines Organismus kann unter Umständen neue Individuen (daher besser Exemplare!) liefern: aus einem Ei können mehrere Tiere hervorgehen, aber auch aus einem bereits entwickelten Tiere. Eigentümlichkeiten der verwendeten Stücke gehen auf die neuen Individuen über, die vorwiegend bestimmte Stoffe, sei es durch eine Zone eines Eies oder entwickelten Tieres, sei es einen Zustand einer Pflanze erhalten konnten. Die Komplettierung der Individuen erfolgt durch die 1a) besprochene Regulation und die 2b) besprochene Regeneration.

3c) Koaleszenz: Zwei Individuen vermögen zu einem einheitlichen Gebilde zu verschmelzen, wenn durch die entsprechende Orientierung für ein Zusammentreffen der gleichartigen chemischen Stoffe gesorgt wird. Dies ist bei Eiern die parallele Orientierung der Polarachse auf einem noch genügend flüssigen Stadium. Bei Vereinigung losgetrennter Ei-, Embryonenstücke oder von Stücken entwickelter Tiere bringen die Bestandteile jene Formen hervor, die sie auch im normalen Zusammenhange hervorgebracht hätten.

Nach alledem können wir doch wohl nicht zweifeln, daß es die chemische Zusammensetzung des Tierkörpers (und Pflanzenkörpers) ist, welche die spezielle Formbildung veranlaßt; ob wir dabei an eine direkte Wirksamkeit der chemischen Energie, welche schon aus der Konstitution der chemischen Verbindungen hervorgeht, denken wollen, oder eine eigene „Formbildungsenergie“ einschalten, deren Spannung gleich einer elektrischen Spannung aus der Anordnung chemischer Bestandteile erhalten wird, kommt im Grunde genommen auf dasselbe heraus: in jedem Falle wird die Wachstumsarbeit der potentiellen Energie der Massenteilchen chemischer Konstellationen entnommen und ergibt infolge des „Gerichtetseins der eingreifenden Kräfte nach den drei Richtungen des Raumes“ eine Formbildung.

Literatur.

Formbildung.

1. Schriften zusammenfassenden Inhaltes und Periodika zur Orientierung auf dem Gebiete der Formbildungsphysiologie.

1. **Barfurth, Dietrich**, *Die Erscheinungen der Regeneration bei Wirbeltierembryonen. O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre, Bd. 3 (1903), Lief. 3, Jena, Fischer.*
2. -- *Regeneration und Involution. Merkel-Bonnets Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, jährlich seit 1891.*
3. **Bateson, William**, *Materials for the study of variation, London, Macmillan, 1894.*
4. — *Mendels principles of Heredity, Cambridge, University Press, 1909.*
5. **Davenport, C. B.**, *Experimental Morphology, Vol. 1, 2. New York, Macmillan, 1897, 1899.*
6. **Delâge, Yves**, *L'Année biologique, jährlich seit 1895.*
7. **Driesch, Hans**, *Die organischen Regulationen, Leipzig, Engelmann, 1901.*
8. — *Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere. Merkel-Bonnets Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 8 (1898), (Fortsetzungen:), Bd. 11 (1901), Bd. 14 (1904).*
9. — *Die Physiologie der tierischen Form. Asher-Spiros Ergebnisse der Physiologie, Wiesbaden, Bergmann, Bd. 2 (1906), Biophysik. Abt.*
10. **Figdor, Wilhelm**, *Die Erscheinung der Anisophyllie, Leipzig u. Wien, Deuticke, 1909.*
11. **Goebel, Karl**, *Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, Leipzig u. Berlin, Teubner, 1908.*
12. **Harrison, Ross Granville**, *The Journal of experimental Zoölogy, Baltimore, seit 1904.*
13. **Korschelt, Eugen**, *und* **Heider, Karl**, *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, allg. Teil, 1. u. 2. Lief., Jena, Fischer, 1902.*
14. **Korschelt, L.**, *Regeneration und Transplantation, Jena, Fischer, 1907.*
15. **Labbé, Alphonse**, *La cytologie expérimentale, Paris, Masson, 1898.*
16. **Loeb, Jacques**, *Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen, Leipzig, Barth, 1906.*
17. **Maas, Otto**, *Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte (Entwicklungsmechanik), Wiesbaden, Bergmann, 1903.*
18. **Morgan, Thomas Hunt**, *Regeneration, New York, Macmillan Company, 1901 (deutsche Uebersetzung von Moszkowski, 1907).*
19. — *Die Entwicklung des Froscheies (deutsche Uebersetzung von Solger), Leipzig, Engelmann, 1904.*
20. — *Experimental Zoölogy. New York, Macmillan Co. 1907.*
21. **Oppenheimer, Karl**, *und* **Michaelis, L.**, *Biophysikalisches Zentralblatt, Berlin, Bornträger, seit 1905; Zentralblatt f. allg. u. exp. Biologie, ab 1910.*
22. **Ostwald, Wolfgang**, *Ueber die zeitlichen Eigenschaften der Entwicklungsvorgänge. Rouxs Vorträge und Aufsätze über die Entwicklungsmechanik, Bd. 5 (1809). Leipzig, Engelmann.*
23. **Przibram, Hans**, *Regeneration. Asher-Spiros Ergebnisse der Physiologie, Wiesbaden, Bergmann, Bd. 1 (1902) (Biophysik. Abt.).*
24. — *Experimentelle Biologie der Seeigel. Bronns Klassen und Ordnungen, Bd. 2 (1902), 3, Leipzig, Winter.*
25. — *Einleitung in die experimentelle Morphologie der Tiere, Wien, Deuticke, 1904.*

25 a. — *Experimental-Zoologie, I. Embryogenese, Wien, Deuticke, 1907.*

25 b. — *Experimental-Zoologie, II. Regeneration, 1909.*

25 c. — *Experimental-Zoologie, III. Phylogenese inklusive Heredität, 1910. (IV. Vitalität, V. Funktion noch nicht gedruckt.)*

26. — *Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme. Rouxs Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik, Bd. 3 (1908), Leipzig, Engelmann.*
27. **Roux, Wilhelm**, *Gesammelte Abhandlungen zur Entwicklungsmechanik der Organismen, Bd. 1 und 2 (1895), Leipzig, Engelmann.*
28. — *Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, Leipzig, Engelmann, seit 1894.*
29. — *Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Rouxs Vorträge und Aufsätze, Bd. 1 (1905), Leipzig, Engelmann.*
30. **Schultz, Eugen**, *Ueber umkehrbare Entwicklungsprozesse. Rouxs Vorträge und Aufsätze, Bd. 4 (1908), Leipzig, Engelmann.*
31. **Schwalbes** *Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, jährlich seit 1895 (Kapitel über Entwicklungsmechanik einerseits, Transplantation, Regeneration und Involution andererseits).*
32. **Schwalbe, Ernst**, *Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere, Jena, Fischer, Bd. 1 (1906), Bd. 2 (1907), Bd. 3 (1910/11).*

2. Zitierte Originalabhandlungen.

33. ***Bataillon, E.***, *La pression osmotique et les grands problèmes de la biologie. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 11 (1901), p. 149.*
34. ***Blaringhem, L.***, *Mutation et traumatisme. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, Paris, 1907.*
35. ***Born, G.***, *Ueber Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 4 (1897), p. 349, 517.*
36. ***Botezat, E.***, *Untersuchungen über die Hyperplasie an Rehgeweihen etc. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 18 (1904), p. 593.*
37. ***Boveri, Th.***, *Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Kupffer-Festschrift, 1899.*
38. — *Ueber die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ont., Bd. 14 (1901), p. 630.*
39. ***Braus, H.***, *Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anat. Anz., Bd. 26 (1905), p. 434.*
40. — *Ist die Bildung des Skelettes von den Muskelanlagen abhängig? Gegenbaurs Morph. Jahrb., 1906.*
41. — *Vordere Extremität und Operculum bei Bombinatorlarven. Gegenbaurs Morph. Jahrb., 1906.*
42. ***Bütschli, O.***, *Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Plasma, Leipzig, Engelmann, 1892, mit Atlas.*
43. — *Meine Ansicht über die Struktur des Protoplasmas und einige ihrer Kritiker. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 11 (1901), p. 499.*
44. ***Caillaud, F.***, *Des monstruosités chez divers Mollusques. Journ. de Conchyliology, T. 7 = (2) T. 3 (1858), p. 226.*
45. ***Carlgren, O.***, *Studien über Regenerations- und Regulationserscheinungen. Svenska Akad. Handl., N. F. Bd. 37 (1904), p. 84.*
46. ***Carrel, A.***, *La technique opératoire des anastomoses vasculaires et la transplantation des viscères. Lyon médical, 1902.*
47. ***Castle, W. E.***, *The heredity of sex. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard, Vol. 40 (1903).*
48. ***Chabry, L.***, *Embryologie normale et tératologique des Ascidiens. Journ. de l'Anat. et de la Phys., T. 23 (1887), p. 167.*
49. ***Chapman. T. A.***, *The relationship between the larval and imaginal legs of Lepidoptera. The Entomological Record, Vol. 12 (1900), p. 141, 177.*
50. ***Child, Ch. M.***, *Form regulation in Cerianthus. IV. Biolog. Bull., Vol. 5 (1903).*
51. ***Chun, C.***, *Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. Festschr. f. Leuckart, 1892, p. 77.*
52. ***Correns, C.***, *Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes, Leipzig, Bornträger, 1907.*
53. ***Costa** in **Leonhardt**, Der Lachs, Neudamm, 1905, p. 14.*
54. ***Crampton, H. E.***, *An experimental study upon Lepidoptera. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 9 (1899), p. 293.*
55. ***Czwiklitzer, R.***, *Zur Regeneration des Vorderendes von Ophryotrocha puerilis. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 19 (1905), p. 140.*
56. ***Daiber, M.***, *Zur Frage nach der Entstehung und Regenerationsfähigkeit der Milz. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 42 (1906), p. 72.*
57. ***Doncaster, L.**, and **Raynor, G. H.**, On breeding experiments with Lepidoptera. Proceedings of Zool. Soc. (1), 1906, p. 125.*
58. — *On sex-inheritance in the moth Abraxas grossulariata and its var. lacticolor. Reports to the Evolution Committee Roy. Soc., Vol. 4 (1908), p. 53.*
59. ***Dreyer, F.***, *Ziele und Wege biologischer Forschung, beleuchtet an der Hand einer Gerüstbildungsmechanik, Jena 1892.*
60. — *Peneroplis, Leipzig 1898.*
61. ***Driesch, H.***, *Zur Analysis der Potenzen embryonaler Organzellen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2 (1895), p. 169.*
62. — *Zur Analyse der Reparationsbedingungen bei Tubularia. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, Bd. 41 (1896), Jubelband.*
63. — *Studien über das Regulationsvermögen. IV. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 10 (1900), p. 411.*
64. — *Studien über das Regulationsvermögen. VI. Die Restitution der Clavellina lepadiformis. Ebenda, Bd. 14 (1902), p. 247.*
65. — *Ueber Aenderungen der Regulationsfähigkeiten im Verlaufe der Entwicklung bei Ascidien. Ebenda, Bd. 17 (1903), p. 54.*

66. **Duncker, G.,** *Ueber Regeneration des Schwanzendes bei Syngnathiden. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 20 (1906).*
66a. — *Zweite Mitteilung. Ebenda, Bd. 24 (1907).*
67. **Edwards, Ch. L.,** *Variation, development, and growth in Holothuria floridana. Biometrika, Vol. 6 (1909), p. 236.*
68. **Emmel, V. E.,** *The relation of regeneration to the molting process in the Lobster. Report Comm. Inland Fisheries Rhode Island, Vol. 36 (1906), Cap. 27.*
69. **Endres, H.,** *Ueber Anstich- und Schnürversuche an Eiern von Triton taeniatus. Sitzber. Schles. Ges. f. vaterländ. Kultur, zool.-bot. Sekt., 18. Juli 1895.*
70. **Erdmann, Rh.,** *vgl. R. Hertwig, Archiv f. Zellforschung, Bd. 1 (1908), p. 1, und Ostwald.*
71. **Féré, C.,** *Note sur l'influence de la température sur l'incubation de l'œuf de poule. Journ. de l'Anat. et Physiol., T. 30 (1894), p. 352.*
72. **Figdor, W.,** *Ueber Regeneration der Blattspreite bei Scolopendrium scolopendrium. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 24 (1906), p. 13.*
73. **Fürth, O. v.,** *Zur Gewebschemie des Muskels. Asher-Spiros Ergebnisse der Physiologie, Bd. 1 (1902), p. 110.*
74. **Gerlach, L.,** *Die Entstehungsweise der Doppelmißbildungen bei den höheren Wirbeltieren, 1882.*
75. **Giard, A.,** *Sur les régénérations hypotypiques. C. R. Soc. Biol., (10) T. 4 (1897), p. 315.*
76. **Glück, H.,** *Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. 1. Teil: Die Lebensgeschichte der europäischen Alismaceen, Jena, Fischer, 1905.*
77. **Guthrie, C. C.,** *Further results of transplantation of ovaries in chickens. Journ. of exper. Zool., Vol. 5 (1908), p. 563.*
78. **Haacke, W.,** *Grundriß der Entwicklungsmechanik, Leipzig, Georgi, 1897, p. 306.*
79. **Halban, J.,** *Die Entstehung der Geschlechtscharaktere. Eine Studie über den formativen Einfluß der Keimdrüse. Arch. f. Gyn., Bd. 70 (1903).*
80. **Harrison, R. G.,** *The growth and regeneration of the tail of the frog larva, studied with the aid of Borns Method. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 7 (1898), p. 430.*
81. —, *Neue Versuche und Beobachtungen über die Entwicklung der peripheren Nerven der Wirbeltiere. Sitzber. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde, 11. Juli 1904.*
82. **Hazen, A. P.,** *The regeneration of a head instead of a tail in an earthworm. Anat. Anz., Bd. 16 (1899), p. 536.*
83. **Heape, W.,** *Preliminary note on the transplantation and growth of the mammalian ova within an uterine foster-mother. Proc. Roy. Soc., Vol. 48 (1890), p. 457.*
83a. — *Further note etc. Ebenda, Vol. 67 (1898), p. 178.*
84. **Herbst, C.,** *Ueber Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. I. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2 (1896), p. 554.*
84a. — *3. Mitteilung, ebenda, Bd. 9 (1900), p. 215, und 4. Mitt., p. 257.*
84b. — *5. Mitteilung, ebenda, Bd. 13 (1901), p. 436.*
85. —, *Ueber das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebszellen im kalkfreien Medium. Ebenda, Bd. 9 (1900), p. 424.*
86. — *Die Rolle der notwendigen anorganischen Stoffe. Ebenda, Bd. 17 (1904), p. 306.*
87. **Hering, F.,** *Ueber Wachstumskorrelationen infolge mechanischer Hemmung des Wachsens. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 29 (1896), p. 142.*
88. **Herlitzka, A.,** *Contributo allo studio della capacità evolutiva dei due primi blastomeri nell'uova di Tritone. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2 (1895), p. 352.*
89. **Hübner, O.,** *Neue Versuche aus dem Gebiete der Regeneration und ihre Beziehungen zu Anpassungserscheinungen. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 15 (1902), p. 461.*
90. **Huppert,** *Ueber die Erhaltung der Arteigenschaften. Vortrag b. d. Installation d. Rektors d. Univ. Prag, 16. Nov. 1895.*
91. **Jennings, H. S.,** *Heredity, variation and evolution in Protozoa. II. Proceedings of the Amer. Philos. Soc., Vol. 47 (1908), p. 393.*
92. **Jensen, P.,** *Die Protoplasmabewegung. Ergebn. der Physiol., Bd. 1 (1902), 2. Abt., p. 1.*
93. **Joest, E.,** *Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 5 (1897), p. 419.*
94. **Iwanow, P.,** *Die Regeneration bei Spirographis Spallanzanii. Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg, T. 37 (1907), 1.*
95. **Kammerer, P.,** *Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 17 (1904), p. 1.*
96. — *Ueber Abhängigkeit des Regenerationsvermögens der Amphibienlarve von Alter, Entwicklungsstadium und spezifischer Größe. Ebenda, Bd. 19 (1905).*

97. **Kammerer, P.**, *Regeneration sekundärer Sexualcharaktere bei den Amphibien. Ebenda, Bd. 25 (1907).*

98. — *Ctrbl. f. Physiol., Bd. 22 (1908).*

99. **Kellogg, V. L.**, *Influence of the primary reproductive organs on the secondary sexual characters. Journ. of exper. Zool., Vol. 1 (1904), p. 601.*

100. **King, H. D.**, *Regeneration in Asterias vulgaris. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 7 (1898), p. 351.*

101. — *Further studies on regeneration in Asterias vulgaris. Ebenda, Bd. 9 (1900), p. 724.*

102. — *Experimental studies on the eye of the frog embryo. Ebenda, Bd. 17 (1905), p. 85.*

103. **Kobert, H. U.**, *Ueber das mikrokristallographische Verhalten des Wirbeltierblutes. Zeitschr. f. angewandte Mikroskopie, Bd. 5 (1900), p. 6.*

104. **Kopeć, St.**, *Ueber morphologische und histologische Folgen der Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Extr. du Bull. de l'Acad. de Sc. de Cracovie, 1910, p. 187.*

105. **Korschelt, E.**, *Ueber Bau und Entwicklung des Dinophilus apatris. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 37 (1882), p. 315.*

106. **Kurz, O.**, *Ueber die Regeneration ganzer Extremitäten aus transplantierten Extremitätenteilen vollentwickelter Tiere. Ctrbl. f. Physiol., Bd. 22 (1908).*

107. **Lang, A.**, *Kleine biologische Beobachtungen über die Weinbergschnecke. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, Bd. 41 (1896.*

108. — *Ueber Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildungen von Helix hortensis und H. nemoralis. Haeckel-Festschrift, Jena 1904, p. 439.*

109. **Leduc, St.**, *Théorie physico-chimique de la vie et générations spontanées, Paris, Poinat, 1910.*

110. **Legendre, R.**, *Recherches sur le nanisme expérimental, influence des excreta. Arch. de Zool. exp., (4) T. 8, Notes et revue, T. 77 (1908).*

111. **Lenhossék, M. v.**, *Das Problem des Geschlechts. Jena, Fischer, 1903.*

112. **Lewis, W. H.**, *Experimental studies on the development of the eye. II. On the Cornea. Journ. exp. Zool., Vol. 2 (1905), p. 431.*

113. **Lillie, F. R.**, *Differentiation without cleavage in the egg of the Annelid Chaetopterus pergamentaceus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 14 (1902), p. 477.*

114. **Loeb, Jacques**, *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere, Würzburg, Bd. 1, 1891, Bd. 2, 1892.*

115. — *On the transformation and regeneration of organs. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 4 (1900), 1. Juni.*

116. — *Ueber den Einfluß der Hydroxyl- und Wasserstoffionen auf die Regeneration und das Wachstum der Tubularien. Pflügers Arch., Bd. 101 (1904), p. 340.*

117. — **Leo**, *Beiträge zur Analyse des Gewebswachstums. III. Die Erzeugung von Deciduen in dem Uterus des Kaninchens. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 27 (1909), p. 89.*

118. **Luciani** *und* **Lo Monaco**, *Arch. Ital. de Biol., Vol. 23 (1895), p. 427.*

119. — — *L'accrescimento progressivo in peso ed in azoto della larva del bombice etc. Rendiconti Accad. dei Lincei, (5) Vol. 6 (1897), p. 155.*

120. **Maas, O.**, *Experimentelle Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Medusen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 82 (1905), p. 601.*

121. **Magnus, W.**, *und* **Friedenthal, H.**, *Ein experimenteller Nachweis natürlicher Verwandtschaft bei Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 24 (1906), p. 601.*

122. **Megušar, F.**, *Die Regeneration der Coleopteren. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 25 (1907).*

123. **Meisenheimer, J.**, *Ueber den Zusammenhang der Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Arthropoden. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1908, p. 84.*

124. **Metalnikow, S.**, *Ueber die Ernährung der Infusorien und deren Fähigkeit ihre Nahrung zu wählen. Trav. Soc. Imp. des Naturalistes St. Pétersbourg, T. 38 (1907), p. 181.*

125. **Mingazzini, P.**, *Sulla rigenerazione nei Tunicati. B.oll Soc. Nat. Napoli, (1) Vol. 5 (1891), p. 76.*

126. **Morgan, T. H.**, *Experimental studies on Teleost eggs. Anat. Anz., Bd. 8 (1893), p. 892.*

127. — *Experimental studies on the regeneration of Planaria maculata. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 7 (1898), p. 364.*

128. — *A conformation of Spallanzani's discovery of an earthworm regenerating a tail in place of a head. Anat. Anz., Bd. 15 (1899), p. 407.*

129. — *Further experiments on the regeneration of the tail of fishes. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 4 (1902), p. 539.*

130. **Morgan, T. H.**, *Growth and regeneration in Planaria lugubris. Ebenda, Bd. 13 (1902), p. 179.*
131. — *Recent theories in regard to the determination of sex. Popular Science Monthly, 97, Dezember 1903.*
132. — *und* **Dimon, A. C.**, *An examination of the problems of physiological „polarity" and of electrical polarity in the earthworm. Journ. of exper. Zool., Vol. 1 (1904), p. 331.*
133. **Morgulis, S.**, *Regeneration and inheritance. The Ohio Naturalist, Vol. 8 (1907), p. 219.*
134. — *Compensatory growth in Podarke obscura. Ebenda, Vol. 8 (1907), p. 217.*
135. **Muftić, E.**, *Die Lungenregeneration bei Salamandra maculosa und einigen anderen Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 25 (1907), p. 235.*
136. **Newport, G.**, *On the reproduction of lost parts in the Articulata. Ann. and Mag. of Nat. Hist., (1) Vol. 19 (1847), p. 145.*
137. **Nusbaum, Josef**, *Zur Kenntnis der Heteromorphose bei der Regeneration der älteren Forellenembryonen. Anat. Anz., Bd. 22 (1903), p. 353.*
138. **Nussbaum, M.**, *Hoden und Brunstorgane des braunen Landfrosches, Rana fusca. Pflügers Arch., Bd. 126 (1909), p. 519.*
139. — *Die Entstehung des Geschlechtes bei Hydatina senta. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 49 (1897), p. 227.*
140. **Oudemans, J. Th.**, *Vlinders uit gecastreerde rupsen, hoe zij er uitzien en hoe zij zich gedragen. Handelinger van het Zesde Nederlandsch Natuur- en Genees-kundig Congres, Delft, 23. April 1897.*
141. **Pauli, W.**, *und* **Sameč, M.**, *Ueber Löslichkeitsbeeinflussung von Elektrolyten durch Eiweißkörper. Biochem. Ztschr., Bd. 1 (1909), p. 235.*
142. **Peebles, F.**, *Some experiments on the primitive streak of the chick. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 7 (1898), p. 405.*
143. **Peter, K.**, *Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temperatur. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 20 (1905), p. 130.*
144. **Pischinger, F.**, *Ueber Bau und Regeneration des Assimilationsapparates von Streptocarpus und Monophyllaea. Sitz.-ber. K. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 111 (1902), Abt. 1, p. 1.*
145. **Portheim, L. v.**, *Beobachtungen über Wurzelbildung an Kotyledonen von Phaseolu vulgaris. Oesterr. bot. Ztschr., 1903, No. 12.*
146. — *(Ueber arteigene Reaktionen bei Pflanzen.) Vortr. Naturf.-Vers. Salzburg, 1909.*
147. **Przibram, H.**, *Experimentelle Studien über Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 11 (1901), p. 321.*
148. — *Versuch zur chemischen Charakterisierung einiger Tierklassen etc. Hofmeisters Beitr., Bd. 2 (1902), p. 143.*
149. — *Die Heterochelie etc. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 19 (1905), p. 181.*
150. — *Quantitative Wachstumstheorie der Regeneration. Physiol. Ctrbl., Bd. 9 (1905), No. 18.*
151. — *Regeneration als allgemeine Erscheinung in den drei Reichen etc. Vortr. Stuttgart. — Naturw. Rundschau, Bd. 21 (1906), No. 47—49.*
152. — *Die Scherenumkehr bei dekapoden Crustaceen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 25 (1907), p. 265.*
153. — *Kristall-Analogien zur Entwicklungsmechanik der Organismen. Ebenda, Bd. 22, (1906), p. 207.*
154. — *Equilibrium of animal form. Journ. of exper. Zool., Vol. 5 (1907), p. 259.*
155. — *Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration der Gottesanbeterinnen. III. Temperatur- und Vererbungsversuche. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 28 (1909), p. 561.*
156. — *und* **Werber, E. J.**, *Regenerationsversuche allgemeinerer Bedeutung bei Borstenschwänzen (Lepismatidae). Ebenda, Bd. 25 (1907), p. 615.*
157. **Punnett, R. C.**, *und* **Bateson, W.**, *The heredity of sex. Sience, N. S. Vol. 27 (1908), p. 785.*
158. **Rabes, O.**, *Ueber Transplantationsversuche an Lumbriciden. Biol. Ctbl., Bd. 21 (1901), p. 633.*
159. **Reuss**, *Bericht der Kgl. Bayerischen Biologischen Versuchsanstalt München, Bd. 1 (1908), p. 185.*
160. **Rhumbler, L.**, *Physikalische Analyse der Lebenserscheinungen der Zelle. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 7 (1898), p. 103.*
161. **Ribbert, H.**, *Ueber Transplantation von Ovarium, Hoden und Mamma. Ebenda, Bd. 7 (1898), p. 688.*
162. **Robertson, T. B.**, *On the normal rate of growth of an individual, and its biochemical significance. Ebenda, Bd. 25 (1908), p. 582.*

163. **Rörig, A.**, *Gestaltende Korrelationen zwischen abnormer Körperkonstitution der Cerviden und Geweihbildung derselben. Ebenda, Bd. 17 (1907), p. 50.*
164. **Roux, W.**, *Ueber die verschiedene Entwickelung isolierter erster Blastomeren, A. f. Entw.-Mech. I (1895), p. 596.*
165. **Rysselberghe, F.**, *Influence de la température sur la perméabilité du protoplasma vivant pour l'eau et les substances dissoutes. Bull. Acad. de Belgique, Classe Sciences, (3) T. 39 (1901), p. 173.*
166. **Samuel, S.**, *Die Regeneration. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 50 (1870), p. 323.*
167. **Schaper, A.**, *Experimentelle Studien an Amphibienlarven. 1. Haben künstlich angelegte Defekte des Zentralnervensystems Einfluß auf die Entwicklung? Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 6 (1897), p. 151.*
168. — *Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums. I. Teil. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 14 (1902), p. 307.*
169. **Schmankewitsch, W.**, *Ueber das Verhältnis von Artemia salina zur A. Milhausenii etc. Ztschr. f. wissensch. Zool., Bd. 25 (1875), p. 103.*
170. **Schmidt, M.**, *Ueber Geweihbildung. Zool, Garten, Bd. 7 (1866), p. 41.*
171. **Schultz, E.**, *Ueber Reduktionen. 1. Ueber Hungererscheinungen bei Planaria lactea. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XVIII (1904), p. 555.*
172. **Schultze, L. S.**, *Die Regeneration des Ganglions von Ciona intestinalis etc. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 33 (1900), p. 263.*
173. — **O.**, *Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 1 (1894), p. 269.*
174. **Semper, C.**, *Ueber die Wachstumbedingungen des Lymnaeus stagnalis. Verhandl. Würzburger Physik.-med. Ges., (N. F.) Bd. 4 (1873).*
175. **Sommer, A.**, und **Wetzel, G.**, *Die Entwicklung des Ovarialeies und des Embryos, chemisch untersucht mit Berücksichtigung der gleichzeitigen morphologischen Veränderungen. I. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1904, p. 389.*
175a. — *II. (Wetzel), 1907, p. 507.*
176. **Smith, G.**, *Rhizocephala. Flora und Fauna des Golfes von Neapel, 29. Monographie (1906), p. 350.*
177. **Spaulding, E. G.**, *The energy of segmentation. An application of physical laws to organic events. Journ. of exper. Zool., Vol. 4 (1907), p. 283.*
178. **Spemann, H.**, *Entwicklungsphysiologische Studien am Tritonei. I. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 12 (1901), p. 224.*
178a. — *II. ebenda, Bd. 15 (1903), p. 445; III. ebenda, Bd. 16 (1903), p. 551.*
179. **Standfuss, M.**, *Experimentelle lepidopterolog. Studien. Neue Denkschriften Allgem. schweizer. Ges. f. d. ges. Naturwiss., Zürich 1898.*
180. **Starling, E. H.**, *Die chemische Koordination der Körpertätigkeiten. Naturforscherversammlung Stuttgart 1906.*
181. **Streeter, G. L.**, *Some experiments on the developing ear vesicle of the Tadpole with relation to Equilibration. Journ. of exper. Zool., Vol. 3 (1906), p. 543.*
182. **Sumner, F. B.**, *A study of early fish development. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 17 (1904), p. 92.*
183. **Sutton, W. S.**, *The chromosomes in heredity. Biol. Bull., Vol. 4 (1903), p. 231.*
184. **Tandler, J.**, und **Keller**, *Ueber die Körperform des weiblichen Kastraten beim Rind. Ctbl. f. Physiol., Bd. 23 (1909), p. 1036.*
185. **Tornier, G.**, *Ueber Hyperdaktylie, Regeneration und Vererbung. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 3 (1896), p. 469.*
186. — *Ueber experimentell erzeugte dreischwänzige Eidechse. Zool. Anz., Bd. 20 (1897), p. 356.*
187. — *Bein- und Fühlregeneration bei Käfern und ihre Begleiterscheinungen. Zool. Anz., Bd. 24 (1901), p. 634, 649.*
188. — *Neues über das natürliche Entstehen und experimentelle Erzeugen überzähliger Zwillungsbildungen. Zool. Anz., Bd. 24 (1901), p. 488.*
189. — *Experimentelle Ergebnisse über angeborene Bauchwassersucht etc. Sitz.-ber. der Ges. naturforschender Freunde Berlin, 1904, No. 7.*
190. — *An Knoblauchkröten experimentell entstandene überzählige Hintergliedmaßen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 20 (1905), p. 76.*
191. **Tur, J.**, *Sur l'influence des rayons du radium sur le développement de la Roussette, Scyllium canicula. Arch. de Zool. expér., V. Notes. et Revue, T. 29 (1906).*
192. **Vaney**, et **Conte, A.**, *Recherches expérimentales sur la régénération chez Spirographis Spallanzanii. C. R. Soc. Biol., Paris, (11), T. 1 (1899), p. 973.*
193. **Verson, E.**, *Manifestazioni regenerative nelle zampe toracali del Bombyx mori. Annali R. Stazione Bacolog. Padova, Vol. 32 (1904).*

194. **Verworn, M.**, *Physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflügers Arch., Bd. 51 (1892).*
195. **Watson, A. F.**, *A case of regeneration in Polychaete worms. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 78 (1906), p. 332.*
196. **Walcher, G.**, *Willkürlich erzeugte dolichocephale und brachycephale Kinderschädel mit Demonstration. Verhandl. Ges. deutscher Naturforscher und Aerzte Stuttgart 1906, Bd. 2 (1907), 2, p. 303, Leipzig, Vogel.*
197. **Werber, E. J.**, *und* **Goldschmidt, W.**, *Regeneration des Schnabels bei der Hausgans, Anser cinereus, und bei der Hausente, Anas boschas. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 28 (1909), p. 661.*
198. **Wilson, H. V.**, *On some phenomena of coalescence and regeneration in Sponges. Journ. of exper. Zool., Vol. 5 (1907), p. 245.*
199. — **E. B.**, *Experiments on cleavage and localization in the Nemertine egg. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 16 (1903), p. 411.*
200. — *Notes on the reversal of asymmetry in the regeneration of the chelae in Alpheus heterochelis. Biological Bulletin, Vol. 4 (1903), p. 197.*
201. — *Experimental studies on germinal localization. I. The germ-regions in the egg of Dentalium. Journ. of exper. Zool., Vol. 1 (1904), p. 1; II. ebenda, Vol. 1 (1904), p. 197.*
202. — *Studies on cromosomes, 1—4. Journ. of exper. Zool., Vol. 1—6 (1905—1909).*
203. **Winkler, H.**, *Ueber Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Berichte d. Deutschen Bot. Ges., Bd. 25 (1907), p. 567.*
204. — *Solanum tubingense, ein echter Propfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ebenda, Bd. 26 a (1908), p. 595.*
205. — *vgl. Referat v. Baur, Ztschr. f. induktive Abstammungslehre, Bd. 3 (1910).*
206. **Wolff, G.**, *Entwicklungsphysiologische Studien. I. Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 1 (1895), p. 380.*
207. — *A study of the rate of regeneration of the arms in the brittle star, Ophioglypha lacertosa. Biological Bulletin, Vol. 6 (1903), p. 12.*
208. **Zeleny, Ch.**, *Experiments on the localization of developmental factors in the Nemertine egg. Journ. exper. Zool., Vol. 1 (1904), p. 293.*
209. — *Compensatory regulation. Journ. of exper. Zool., Vol. 2 (1905), p. 1.*
210. — *The relation of the degree of injury to the rate of regeneration. Journ. of exper. Zool., Vol. 2 (1905), p. 347.*
211. — *The effect of degree of injury, successive injury and functional activity upon regeneration in the Scyphomedusan Cassiopea xamachana. Journ. of exper. Zool., Vol. 5 (1907).*
212. **Zoja, R.**, *Sullo sviluppo dei blastomeri isolati dalle uova di alcune meduse. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 1 (1895), p. 578; 2 (1895), p. 1.*
213. **Zuelzer, M.**, *Ueber den Einfluß der Regeneration auf die Wachstumsgeschwindigkeit von Asellus aquaticus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 25 (1907). p. 361.*
214. **Zur Strassen, O.**, *Die Geschichte der T-Riesen von Ascaris megalocephala als Grundlage zu einer Entwicklungsmechanik dieser Species. Chuns Zoologica, Heft 40, II (1906), p. 39.*

Physiologie der Zeugung.

Von **E. Godlewski** jun., Krakau.

I. Einleitung, Genese des Lebens, Begriff der Zeugung.

In der so oft behandelten Frage nach dem Unterschiede zwischen der lebenden und der leblosen Substanz wird unter anderem die Genese der Organismen als ein Moment betont, welches die lebende Welt von der anorganischen Natur unterscheidet. Als wichtiger Unterschied zwischen den lebenden Wesen und den anorganischen Körpern wird hier namentlich die Fähigkeit der selbständigen Fortpflanzung angeführt, da dieser physiologischen Eigenschaft die lebenden Organismen ihre Genese einzig und allein verdanken. Diese für lebende Wesen charakteristische Eigentümlichkeit ist jedoch nicht so zu verstehen, daß alles, was nur lebt, also jeder lebende Organismus, während seiner ganzen Lebensdauer etwa die Fähigkeit besitzt, neue Organismen zu zeugen. Es gibt ja zahlreiche Lebewesen, deren Körperbau zur Zeugungsfähigkeit nicht heranreift, resp. diesem Zweck nicht angepaßt ist, wie z. B. bei verschiedenen Insekten („Arbeiterinnen" bei Ameisen und Bienen); oft ist auch die Zeugungsfähigkeit im individuellen Leben sehr beschränkt, so daß sie sich nur für kurze Zeit äußert und der Organismus sodann weiter, ohne sich mehr fortpflanzen zu können, ein rein vegetatives Leben führt. Aber trotz aller dieser Einschränkungen muß die Zeugungsfähigkeit als ein fundamentales Merkmal der jetzt lebenden Organismen betrachtet werden. Die Zeugungsfähigkeit der lebenden Materie liegt der ganzen Vermehrung der Organismen einzig und allein zugrunde, denn es gilt als eine wissenschaftlich bewiesene Tatsache, daß die Organismen spontan aus den Bestandteilen der anorganischen Natur nicht entstehen können.

Da die Lehre von der Deszendenz der Organismen in der Wissenschaft allgemein anerkannt ist, so drängt sich unwillkürlich die Frage nach der Genese der ersten Organismen auf unserer Erde auf. Dieses Problem wurde schon sehr oft erörtert, doch ist man bisher über hypothetische Erklärungen nicht hinausgekommen. Diese Hypothesen stützen sich entweder auf die Voraussetzung, daß die lebende Materie einmal aus der anorganischen Welt entstanden ist, und zwar in einer Zeit, als auf unserer Erde ganz andere Verhältnisse herrschten, welche die Urzeugung

möglich machten, oder es wird von manchen Theoretikern angenommen, daß die lebende Substanz nie zu entstehen brauchte, weil sie immer bestanden habe; hat es auf unserer Erde einmal keine lebenden Organismen gegeben, so können sie wohl in ihren kleinsten Partikelchen von einem Himmelskörper auf den anderen und auf die Erde übertragen worden sein. Besonders in neuerer Zeit hat diese letzte Annahme eine größere Anzahl von Anhängern gefunden.

Es kann unmöglich meine Aufgabe sein, mich hier über alle Hypothesen über die Entstehung des Lebens auf unserer Erde, resp. Ueberwanderung desselben auf die Erde zu verbreiten. Ich möchte diese Anschauungen nur ganz kurz andeuten, um so mehr da sich deren Voraussetzungen mit unseren jetzigen Kenntnissen nicht gut vereinbaren lassen, so daß ihr hypothetischer Charakter sofort in die Augen fällt.

Preyer (78) betrachtete die im feuerflüssigen Zustande sich befindende Erde als einen riesigen Organismus, und das jetzt lebende Protoplasma galt ihm als Ueberbleibsel desselben, das bei fortschreitender Temperaturabnahme in den Zustand der „Totenstarre" übergegangen ist. Diese Hypothese kann selbstverständlich mit unseren jetzigen Anschauungen über die Lebenserscheinung in keiner Weise in Einklang gebracht werden. Mit Recht weist Verworn (92, p. 371) darauf hin, daß wir doch der Erde im Zustande der feurigglühenden Masse die Eigenschaft des Stoffwechsels nicht zuschreiben können, und gerade dieser Stoffwechsel im Eiweiß ist es, „was das Leben im Organismus ausmacht, worin sich dieser vom toten Organismus unterscheidet". Diese Fassung des Lebensbegriffes, wie sie Preyer in seiner Hypothese annimmt, ist heutzutage unmöglich, und somit fällt seine Hypothese in sich zusammen.

Nur historische Bedeutung hat meiner Ansicht nach auch die früher hoch geschätzte Hypothese von Pflüger (73). Dieser Forscher erklärt sich als Anhänger der Urzeugungslehre. Die Urzeugung, welche in unserer Zeit in den jetzt auf der Erde herrschenden Verhältnissen unmöglich ist, hat nach Pflügers Ansichten in den früheren geologischen Perioden wohl stattfinden können. Auf Grund seiner Experimente erblickt er den Unterschied zwischen dem toten Eiweiß und der lebendigen Materie, aus welcher die Organismen zusammengesetzt sind, nach seiner damaligen Auffassung in der Fähigkeit der Selbstzersetzung, welche jeder lebenden Substanz zukommt, und gelangt ferner zu dem Schluß, daß diese Fähigkeit der Selbstzersetzung auf den intramolekulär im lebenden Eiweiß gebundenen Sauerstoff, welcher bei der Atmung der lebenden Materie in die Eiweißmoleküle eingefügt wird, zurückzuführen ist. Die intramolekulare Umlagerung des Kohlen- und Wasserstoffes in Gegenwart dieser Sauerstoffatome kann das Entstehen der stabilen Moleküle von Kohlensäure und Wasser zur Folge haben.

Außer diesem physiologischen Unterschied zwischen dem lebenden und dem toten Eiweiß soll nach Pflügers Ansicht noch ein anderer von mehr chemischer Natur bestehen. Er glaubt nämlich, daß das lebende Eiweiß immer die Cyangruppe enthält, welche im toten Eiweiß nicht vorhanden ist. Bei den Prozessen, welche der Bildung der lebenden Substanz aus dem Nahrungseiweiß zugrunde liegen, spielt die Verbindung der Stickstoffatome mit den Kohlenstoffatomen zu

Cyanradikal eine hervorragende Rolle; es ist auch wahrscheinlich, daß bei diesem Prozeß eine gleichzeitige Wärmebildung stattfindet. Diesem Umstande schreibt PFLÜGER eine sehr große Bedeutung zu, da durch Aufnahme der Cyangruppe in die Zusammensetzung des lebenden Eiweißes die innere Energiemenge dieses Stoffes beträchtlich vergrößert wird, was mit der besprochenen Fähigkeit der Selbstzersetzung wieder im innigen Zusammenhang steht. Auf Grund dieser Voraussetzungen über die chemischen und physiologischen Eigenschaften des lebenden Eiweißes stellt sich PFLÜGER die Entstehung desselben folgendermaßen vor. Er glaubt, daß den Kern dieses Problems die Entstehung des Cyanradikals bildet. Da Cyan und Verbindungen mit dieser Gruppe nur dann entstehen können, wenn Stickstoffverbindungen und Kohlenstoff bei sehr hoher Temperatur zusammengebracht werden, so liegt die Vermutung nahe, daß die Zeit, wo der Erdball sich noch im feurigen, glühenden Zustand befand, die beste Gelegenheit zur Entstehung dieser Verbindungen bot. Auf die Zersetzungsfähigkeit der Verbindungen der Cyangruppe und die Polymerisierung dieses Radikals im Laufe der Zeit und der sich verändernden äußeren Bedingungen führt PFLÜGER die Entstehung des lebenden Eiweißes zurück.

Wir können hier nicht alle Argumente PFLÜGERS einzeln kritisch besprechen, sondern müssen uns auf die Bemerkung beschränken, daß ein großer Teil seiner Prämissen im Lichte der modernen Untersuchungen der Chemiker einfach unhaltbar erscheint. In der Zeit, wo PFLÜGER mit seiner Hypothese auftrat, war die Struktur und Genese des Eiweißmoleküls bedeutend weniger bekannt als jetzt; heute kann man über die Schwierigkeit der Ausbildung des lebenden Eiweißmoleküls aus der Cyangruppe nicht mehr so leichten Herzens hinweggehen.

Eine andere Erklärung des Problems der Entstehung des organischen Lebens auf der Erde versuchte ALLEN (1). Er betrachtet Stickstoff und Sauerstoff als jene Bestandteile der lebenden Eiweißmoleküle, welche den Lebensvorgängen die charakteristische Zersetzungseigentümlichkeit verleihen. Der Sauerstoff verbindet sich einmal mit Stickstoff, dann wieder mit dem Wasserstoff oder Kohlenstoff, und so beruht jede vitale Tätigkeit auf der Wanderung des Sauerstoffes vom Stickstoff oder zum Stickstoff und vice versa.

Die Entstehung der lebenden Materie wurde erst durch Vorhandensein des Wassers auf der Erde ermöglicht. Nach ALLENS (1) Ansicht bildeten sich in der Erdatmosphäre bei den starken elektrischen Entladungen Ammoniak und Stickstoffoxyde, wurden nachher vom Regen mitgerissen und befanden sich in dem auf der Erdoberfläche angesammelten Wasser. Da in dem Wasser Kohlensäure und verschiedenste Salze, Säuren und Alkalien gelöst enthalten waren, so konnten dabei mannigfache Verbindungskombinationen durch gegenseitige Wechselbeziehung entstehen, und daraus konnte auch die lebende Materie resultieren.

Die Hypothese ALLENS scheint mir das ganze Problem gleichfalls nicht zu erklären. Wenn sie zutrifft, so sollte man unbedingt auch jetzt die Urzeugung postulieren: Es ist doch eine wissenschaftlich nachgewiesene Tatsache, daß auch jetzt während der elektrischen Entladungen Stickstoffverbindungen in der Atmosphäre entstehen und mit dem Regen niedergerissen werden, ein Vorgang, welcher bekanntlich in dem Prozeß

der Stickstoffzirkulation in der Natur eine bedeutende Rolle spielt. Im Wasser sind auch jetzt verschiedene Substanzen gelöst enthalten, welche wir als Bestandteile des Eiweißes kennen, und dennoch wird niemand jetzt die Möglichkeit der Urzeugung in der Natur ernst nehmen. Von der Möglichkeit des Zusammenbringens aller Bestandteile des Eiweißes in der Natur bis zu einer solchen Verbindung, wie sie dem lebenden Molekül zugrunde liegt, ist es so weit, daß diese Erscheinung einer ganz besonderen Erklärung bedarf. Ich bin der Meinung, daß in der bisherigen Literatur überhaupt keine einzige Hypothese existiert, welche die Entstehung der lebenden Materie wahrscheinlich machen, geschweige denn diesen Prozeß erklären könnte.

So viel über die hypothetische Erklärung der Lebensentstehung durch Urzeugung.

Ich muß nur noch folgendes bemerken: Wenn alle bisherigen Bemühungen, die Genese der lebenden Materie durch Urzeugung zu erklären, welche in den früheren geologischen Perioden stattgefunden haben soll, sich als so ganz erfolglos erwiesen haben, so verdienen die von Zeit zu Zeit in die Oeffentlichkeit dringenden, Sensation erregenden Angaben, daß es gelungen sei, aus den leblosen Substanzen die lebendige Materie künstlich zu erzeugen, um so weniger Vertrauen. Darauf brauchen wir also hier nicht näher einzugehen, und ich verweise hier bloß auf die sehr treffenden Bemerkungen von W. Roux (86), welcher mit Recht betont, daß die unrichtigen Folgerungen auf diesem Gebiete oft auf mangelhafter Kenntnis des Wesens der Lebenserscheinungen beruhen.

Ich habe bereits oben bemerkt, daß eine ganze Reihe von Naturforschern — darunter auch die hervorragendsten — die Ansicht vertritt, daß man die Urzeugungslehre aufgeben und die Frage nach der Genese des Lebens auf der Erde überhaupt ganz anders formulieren müsse. Man sollte eigentlich das Problem so fassen, wie die lebendige Materie auf die Erde gekommen ist. Man stützt sich hier auf die Hypothese der Panspermie, nach welcher die Lebenssamen in den Räumen des Weltalls umherirren und, wenn sie in dieser Wanderung auf einen Boden geraten, auf dem sie günstige Lebensbedingungen finden, sich dort vermehren können und das Leben weiter fortpflanzen.

Der Grundgedanke dieser Hypothese stammt von H. E. Richter (81, 82), welcher damit die Deszendenzlehre zu vervollkommnen suchte. Aber nicht die ganze Theorie Richters wurde von den Autoren angenommen. Das Prinzip der Lehre von der Panspermie, daß nämlich die Räume des Weltalls Lebensanlagen enthalten, hat auch in unseren Zeiten viele Anhänger und steht mit unserem gegenwärtigen Wissen in keinem Widerspruch. Dagegen wurden die Anschauungen von Richter und Lord Kelvin, daß die lebendige Materie durch Meteorite von einem Himmelskörper auf einen anderen übertragen werden könnte, später allgemein als nicht stichhaltig erkannt.

Diese Hypothese der Panspermie wurde später von F. Cohn, sodann von Lord Kelvin in seiner Präsidialrede von der britischen Naturforscherversammlung in Edinburg eingehender besprochen, am gründlichsten wurden jedoch die Anschauungen der Panspermie in den letzten Jahren (1907 u. 1908) von dem berühmten schwedischen Physiker Svante Arrhenius (2, 3) in seinen Arbeiten: „Das Werden der Welten“ und „Die Vorstellung der Weltgebäude im Wandel der

Zeiten" bearbeitet und vervollkommnet. ARRHENIUS bespricht kritisch die früheren Ansichten, daß lebender Same durch fallende Meteorite an einen bestimmten Platz, wie etwa auf die Erde, getragen werden könnte; er glaubt, daß die Partikelchen der lebendigen Materie im Weltall keinen Anfang haben können, in den Räumen des Kosmos umherirren und von einem Himmelskörper auf einen anderen herübergebracht werden. Nun drängt sich die Frage auf, welche Kräfte es sind, die diese Wanderung vermitteln. Zur Erklärung dieses Problems muß man vor allem annehmen, daß diese Lebenssamen sehr klein sind; sie dürfen den Durchmesser von 0,00016 mm nicht überschreiten. ARRHENIUS (2) weist auf die Ansichten der Forscher hin, welche die Annahme der Existenz so kleiner Lebenssamen nicht ausschließen, und erklärt den Transport so kleiner Partikelchen im Weltall, wenn sie überhaupt vorhanden sind, folgendermaßen: „Wir nehmen beispielsweise an, daß sie von unserer Erde wandern sollen, um auf andere Planeten zu gelangen. Wenn man die Kräfte solcher Wanderung erforscht, kann man auch verstehen, wie sie den umgekehrten Weg zurücklegen mußten, um z. B. vor Jahrtausenden von fremden Planeten auf unseren Erdball zu gelangen. So leichte Partikelchen können sogar gegen die Wirkung der Schwerkraft von den Luftströmungen mitgeführt werden, bis sie hinauf in äußerst dünne Luftschichten hinaus gelangen". ARRHENIUS schätzt diesen Weg auf 100 km Höhe. Es ist jedoch selbstverständlich, daß mit den Luftströmen auch die leichtesten Partikelchen noch immer nicht aus der Atmosphäre hinausgebracht werden könnten. Aber eben in solcher großen Höhe, wie 100 km, treten die strahlenden Erscheinungen des Nordlichtes auf, welches auf Entladung großer Mengen negativ elektrisch geladener, von der Sonne kommender Staubpartikelchen beruhen soll. Die Partikelchen, welche Lebenssamen bilden, nehmen, in diese Zone angelangt, die elektrische Ladung von dem Samenstaub auf und werden infolgedessen von der Ladung der anderen Partikeln in das Aethermeer des Weltenraumes hinausgestoßen. Sind die kleinen Lebenssamen auf diese Weise außerhalb des Wirkungskreises der Schwerkraft gelangt, so können sie durch den Strahlendruck der Sonne weiter in den Weltenraum getrieben werden. ARRHENIUS gibt eine Ueberschlagsrechnung, wie es zugehen müßte, damit ein solcher Mikroorganismus sich von der Erde loslöste und vom Strahlendruck der Sonne hinaus in den Weltraum getrieben würde. Er berechnet, wie viel Zeit diese Wanderung in Anspruch nehmen müßte, wenn er die einzelnen Planeten unseres Sonnensystems erreichen sollte.

ARRHENIUS zitiert auch die Literaturangaben, aus denen hervorgeht, daß solche Mikroorganismen, z. B. Sporen, die niedrige Temperatur, den Mangel an Feuchtigkeit und die Wirkung des Lichtes aushalten können, ohne ihre Keimungsfähigkeit einzubüßen.

Ich verweise im übrigen auf die Arbeiten von ARRHENIUS und möchte nur noch hervorheben, daß auch diese Lehre, so überzeugend sie auch vielleicht erscheint, doch nur als Hypothese gelten kann. ARRHENIUS selbst bemerkt, „daß wenig Aussicht vorhanden ist, daß man die Richtigkeit dieser Lehre direkt durch Untersuchung der aus der Luft niederfallenden Samen wird beweisen können".

Aus diesen kurzen Bemerkungen ist also zu ersehen, wie mangelhaft unsere Kenntnisse von der Genese des Lebens auf der Erde noch sind, und tatsächlich ist wenig Aussicht vorhanden, daß es uns

gelingen sollte, auf diesem Gebiete über bloße Hypothesen hinauszukommen.

Ist jedoch die erste Genese des Lebens auf der Erde unbekannt, ist nicht einmal die Frage entschieden, ob das Leben seinerzeit durch Urzeugung entstehen konnte, oder ob die lebende Substanz im Weltall ewig war, wie die anorganische Materie, so sind unsere Kenntnisse über den Ursprung der jetzt lebenden Organismen vollkommen gesichert. Wir wissen, daß die Organismen sich vermehren können, daß zwar die Existenz eines jeden Individuums beschränkt ist, daß es aber die Fähigkeit besitzt, eine mit Entwicklungspotenz ausgestattete Nachkommenschaft zu erzeugen. Die Physiologie dieser vitalen Erscheinung soll den Gegenstand dieses Kapitels bilden.

* * *

Unter der Zeugung verstehen wir das Geschehen, welches sich darin äußert, daß die lebende Materie aus den Bestandteilen ihres eigenen Körpers die Anlage produziert, welche nach ihrer Loslösung von dem Stammorganismus im Laufe der Entwicklungsvorgänge ein neues, dem elterlichen Organismus (resp. den elterlichen Organismen) ähnliches Wesen auszugestalten vermag.

In neuerer Zeit hat besonders C. Child (15) auf Grund ausgedehnter Studien über die Restitution und Vermehrung der Organismen das Problem der Bildung neuer Lebewesen einer gründlichen Analyse unterzogen. Er kommt zu dem Schluß, daß die Zeugung als Folge der Isolation gewisser Teile des Organismus aus dem Zusammenhang seiner Totalität zu betrachten ist. In seinen Erwägungen geht Child von dem Standpunkte der zahlreichen Wechselbeziehungen zwischen den Bestandteilen eines jeden Organismus aus. Auch das allereinfachste Lebewesen ist aus mehreren Bestandteilen zusammengesetzt, deren Funktionen in gewissem gegenseitigem Verhältnis zueinander stehen. Diese gegenseitige Wechselbeziehung der Organe resp. ihrer Funktionen wird als Korrelation aufgefaßt. „Die Korrelation ist das beständige Verhältnis der Erscheinungen, welches die Möglichkeit der Zusammenfassung einer Gruppe derselben zu einer Einheit bedingt.“

Die Korrelation kann nach C. M. Child in drei Haupttypen hervortreten: „erstens die mechanische Massenkorrelation, welche Roux als die passive Umformung von Teilen durch sich ändernde Nachbarteile, sowie auch die passive Formung aktiv sich ändernder Teile durch äußere, der intendierten Aenderung Widerstand leistende Teile definiert; zweitens die dynamische Korrelation, welche die physikalischen oder chemischen oder zusammengesetzten von Molekül zu Molekül oder von Teilchen zu Teilchen geleiteten Vorgänge einschließt; und drittens die zum Teil mit der sogenannten chemischen Korrelation identische materielle Korrelation, welche durch spezifische oder durch besondere Aggregat- oder andere elektrische Zustände charakterisierte, von Teil zu Teil transportierte Substanzen vermittelt wird. Kurz die „physiologische“ Korrelation kann durch mechanische Bedingungen, physikalische und chemische Vorgänge und Substanzen stattfinden.“

Aus dieser korrelativen Wechselbeziehung können eventuell gewisse Zellelemente resp. Komplexe derselben entweder physikalisch oder physiologisch isoliert werden. Die physikalische Isolation kann z. B. durch mechanische Eingriffe zustande kommen; die physiologische Isolation dagegen kann auf verschiedene Weise veranlaßt werden:

1) Die Isolation infolge des Wachstums, und zwar eines gleichmäßigen oder mehr lokalisierten, auf bestimmte Teile des Organismus beschränkten Wachstums.

2) Die Isolation aus dem korrelativen Zusammenhang infolge der verminderten Tätigkeit eines dominanten Organes kann oft besonders in der Pflanzenwelt beobachtet werden. Es ist z. B. bekannt, daß dem Hauptvegetationspunkt an den pflanzlichen Organismen eine dominante Rolle zukommt und daß seine Funktion im innigen korrelativen Zusammenhang mit den seitlichen Teilen steht. Nun wissen wir auf Grund der experimentellen Studien, daß durch Verminderung der Tätigkeit eines solchen Teiles die seitlichen Zweige in den Zustand der physiologischen Isolation geraten, was sich durch Entfaltung ihrer Bildungskraft äußert. Diese Verminderung der Tätigkeit des Hauptvegetationspunktes kann sowohl durch seine Verletzung oder Eingipsung als auch durch die Einführung in eine Wasserstoffatmosphäre zustande gebracht werden.

3) Die Isolation durch verminderte Uebertragungsfähigkeit des Substrates wurde sowohl bei Pflanzen (Mc. Callums Versuche über lokales Anästhesieren am Stengel von *Phaseolus*, das die Bildung der Adventivwurzeln oberhalb der anästhesierten Stelle zur Folge hat) als auch bei den Tieren, bei denen besonders die Degenerationserscheinungen an den Organen nach Verletzung des entsprechenden Teiles des Nervensystems allgemein bekannt sind, beobachtet.

4) Endlich kann nach Child die Isolation durch verminderte Rezeptivität des zu isolierenden Teiles veranlaßt werden.

Die Folgen der physiologischen Isolation können sich auf verschiedene Weise äußern, je nach der Beschaffenheit des Teiles der eben isolierten lebenden Materie und nach dem Grad der vollzogenen Isolation. Hinsichtlich der Beschaffenheit der isolierten Organismuskomponenten muß bemerkt werden, daß es sich hier hauptsächlich um den Grad der Regulationsfähigkeit resp. um die Quantität der Bildungspotenz handelt. „Bei genügender Regulationsfähigkeit kann ein neues Ganze infolge einer nach Art und Grad hinreichenden physiologischen Isolation eines Teiles entstehen. Bei begrenzter Regulationsfähigkeit aber kann die Vermehrung, auch wenn eine vollständige Isolation des Teiles stattfindet, nur eine partielle sein, und endlich kann im Falle der Regulationsfähigkeit des betreffenden Teiles die Isolation im günstigsten Fall nur eine Selbsterhaltung oder eine Selbstdifferenzierung zur Folge haben (C. M. Child, 15, p. 59).

Daraus ergibt sich also, daß die Möglichkeit für die Entstehung eines neuen Lebewesens nur dann gegeben ist, wenn eine Zelle resp. ein Zellenkomplex vom Organismus aus dem korrelativen Zusammenhang physiologisch isoliert wird, und zwar wenn diese isolierten Komponenten totipotente Bildungsfähigkeit besitzen. Die Erzeugung eines neuen *Hydra*-Organismus aus der Knospe, die Entstehung eines jungen Individuums aus einem Stolostücke von einer Ascidie, die Entwicklung irgendeines höheren Organismus aus den Geschlechts-

elementen, kurz gesagt, die Erzeugung einer neuen Generation aus dem vom elterlichen Organismus produzierten morphologischen Ausgangspunkt für den neuen Entwicklungszyklus kann auf die oben auseinandergesetzten Prinzipien zurückgeführt werden.

Ich muß jedoch betonen, daß die Isolation selbst nach meiner Auffassung nicht als Auslösungsfaktor der Entwicklung gelten kann, sondern vielmehr als Grundlage für die Ausbildung einer gewissen Beschaffenheit derjenigen Elemente, welche nach bestimmter Entwicklungserregung ihre Bildungskraft zu entfalten vermögen. Die Ansichten von Child (15) bilden eigentlich nicht die Erklärung der Zeugungserscheinung, sie können jedoch als ein weiterer Schritt in der Behandlung der Frage nach der Entstehung der Anlagen für die Schaffung neuer Lebewesen auf dem Wege der Zeugung aufgefaßt werden. Ich glaube jedoch, daß eine Erklärung des Prozesses der Fortpflanzung auch deshalb nicht erzielt ist, weil eine weitere Analysierung des Begriffes der „Korrelation" und „Isolation" in dieser Hypothese bisher unmöglich erscheint und ein Zurückführen dieser Begriffe auf näher nicht bekannte chemische und physikalische Prozesse vorläufig nur als Beschreibung gelten muß.

Außerdem ist das ganze Problem der Bildungspotenz noch lange nicht erklärt, und für die Hypothese der Fortpflanzung wären die näheren Kenntnisse darüber eben von prinzipieller Bedeutung. Wir haben aus den oben besprochenen Bemerkungen gesehen, daß die Isolation nur in dem Fall der Ausbildung einer Anlage von neuen Lebewesen zugrunde liegen kann, wenn der betreffenden isolierten Partie der lebenden Substanz totipotente Bildungskraft innewohnt. Doch ist die Hypothese von Child als ein wichtiger Schritt in der Analyse der Zeugungserscheinungen aufzufassen.

II. Haupttypen der Zeugung.

Die Anlage, welche den Ausgangspunkt der Entwicklung bilden soll, besteht bei vielen Tier- und einer noch größeren Anzahl von Pflanzenformen nur aus einem einzigen Zeugungsgebilde. Diesen Zeugungstypus nennen wir monogen oder ungeschlechtlich oder vegetativ. Das Gebilde, welches dem elterlichen Organismus seine Entstehung verdankt, das oft einen integralen Teil seiner Struktur vorher gebildet hat, kann ein- oder mehrzellig sein, bildet jedoch an und für sich ein morphologisches Ganze und kann seine Entwicklungspotenz ohne Anteil eines anderen Zeugungsgebildes in entsprechenden äußeren Bedingungen aktivieren. Je tiefer wir zu den einfach organisierten Tierformen herabsteigen, desto häufiger stoßen wir auf diese Zeugungsform; im Bakterien- und Pflanzenreich ist dieser Fortpflanzungstypus so verbreitet, daß sich nur sehr wenige Pflanzenfamilien aufzählen lassen, die sich nicht auf vegetativem Wege vermehren können.

Der ungeschlechtlichen (monogenen, vegetativen) Zeugungsform wird der geschlechtliche (sexuelle, digene, amphigene) Zeugungstypus entgegengestellt.

Die Anlage, welche den Ausgangspunkt für die Entwicklung der nächsten Generation bildet, besteht hier aus zwei morphologisch differenzierten, oft morphologisch verschiedenen Zeugungsgebilden, welche voneinander unabhängig, am häufigsten von zwei besonderen Organismen produziert werden. Die diesen Zeugungsgebilden innewohnende Entwicklungspotenz wird erst durch den Kopulationsvorgang aktiviert. Die bei den sexuellen Fortpflanzungstypen produzierten Zeugungsgebilde sind stets unicellulär, was bekanntlich bei der vegetativen Zeugung nicht immer der Fall ist. Diese Zellen sind durch die voraufgehenden Differenzierungsprozesse ihrer Funktion adaptiert, eine Erscheinung, welche gewöhnlich schon in der Struktur der Zellen ihren Ausdruck findet. Wir nennen solche Zellen Geschlechtselemente und unterscheiden unter ihnen männliche und weibliche.

Eine Sonderstellung nimmt noch die sogenannte parthenogenetische Zeugung in der Einteilung der Fortpflanzungsfunktionen ein. Von den Zoologen wird sie als Rückbildung der geschlechtlichen Zeugung aufgefaßt. Sie besteht darin, daß die weiblichen Geschlechtselemente sich unter gewissen Bedingungen selbständig zu entwickeln vermögen und dabei der Kopulation mit den männlichen Geschlechtselementen entbehren. Die Gründe, welche die Naturforscher bewogen haben, die Parthenogenese als eine Rückbildungsform der sexuellen Fortpflanzung zu bezeichnen, werden wir unten kennen lernen.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen können wir zur näheren Besprechung der beiden Haupttypen der Zeugung übergehen.

III. Die ungeschlechtliche Zeugung.

Die ungeschlechtliche Zeugung ist besonders in den Ordnungen der niederen Tiere verbreitet. Sie äußert sich in verschiedenen Formen, und zwar als:

A. Zeugung durch Teilung,
B. Zeugung durch Knospung,
C. Zeugung durch vegetative[1]) Sporenbildung,
D. Zeugung durch Winterknospen, Gemmulen, Statoblasten.

A. Zeugung durch Teilung.

1. Bei Bakterien

verläuft die Teilung entsprechend ihrer ganz einfachen Struktur gewöhnlich durch Halbierung des Zelleibes. In neuerer Zeit wurde bei Anwendung moderner cytologischer Methoden die Struktur mancher Bakterientypen näher untersucht. So hat z. B. in einer sehr sorgfältigen und erfolgreichen Arbeit C. C. Dobell (20) festgestellt, daß alle Bakterien, die gründlich von ihm untersucht wurden, sich genau wie Protisten als kernhaltige Zellen erweisen. Die Form der Bakterienkerne hängt sehr von dem Stadium im Entwicklungszyklus ab, kann

1) Der Bildung der Sporen kann auch ein geschlechtlicher Vorgang vorangehen. In diesem Kapitel berücksichtige ich nur die Bildung von Sporen auf vegetativem Wege.

entweder organisiert sein oder in chromidialem Zustande auftreten. In diesen Formen ist auch der Verlauf der Vermehrung bedeutend komplizierter. Auf diese Einzelheiten können wir hier nicht näher eingehen.

2. Bei Protozoen.

a) Morphologie der Teilung, Analyse der kausalen Momente dieser Fortpflanzungsform.

Was die Morphologie betrifft, so werde ich bloß auf die wichtigsten morphologischen Momente hinweisen. Bei einzelligen Organismen,

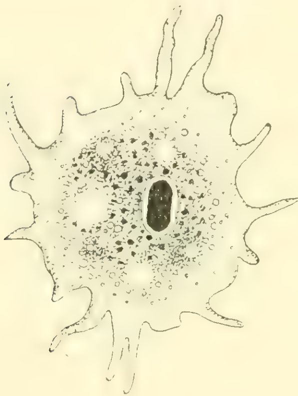


Fig. 1.

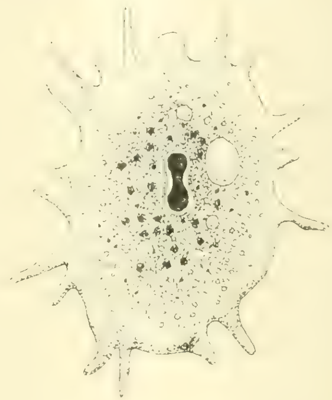


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

Fig. 1—4. Die sukzessiven Teilungsstadien von *Amoeba polypodia*. Der Kern ist dunkel, die kontraktile Vakuole hell gezeichnet. Nach F. E. Schultze aus A. Lang (57).

also bei Protozoen, verläuft diese Zeugungsform durch Zweiteilung oder durch mehrfache Durchschnürungsteilung. Die letzte Modifikation kommt nur selten vor (*Sarcodina*). Durch Zweiteilung vermehren sich alle Protozoen.

Diese vegetative Fortpflanzungsart tritt in ihrer einfachen Form bei den gewöhnlichsten Vermehrungsakten, z. B. bei den Amöben auf. Fig. 1—4 stellen die aufeinander folgenden Teilungsschritte der *Amoeba polypodia* dar; wir sehen hier die amitotische Kernteilung im Zelleibe, welche als direkte Kerndurchschnürung aufzufassen ist und der Durchschnürung des Zellprotoplasmas vorangeht. Außer der amitotischen Kernteilung, welche z. B. bei der Fortpflanzung von *Amoeba* wahrnehmbar ist, können sich die Protozoen durch jene Zweiteilungsformen vermehren, bei denen man ganz deutliche karyokinetische Kernteilungen feststellt.

In Fig. 5—10 ist die Teilung von *Acanthocystis aculeata* nach SCHAUDINNS Arbeit veranschaulicht. Wir sehen bei der Vorbereitung zur Teilung die Strahlung im Protoplasma, welche von dem Centrosoma gegen die Zellperipherie ausgeht, deutlich hervortreten (Fig. 5). Gleichzeitig wird im Kerninnern das Chromatin abgesondert. In dem nächsten Stadium (Fig. 6) ist das Centrosoma bereits in zwei Tochtercentrosomen geteilt, der Kern befindet sich im Knäuelstadium. Fig. 7 zeigt die Vorbereitung zum Muttersternstadium, die beiden Centrosomen liegen an den Polen der Zelle, die Kernsubstanz sammelt sich im Aequator des Radiolariums. Sodann sehen wir (Fig. 8) die einzelnen Chromosomen auf der Aequatorialplatte

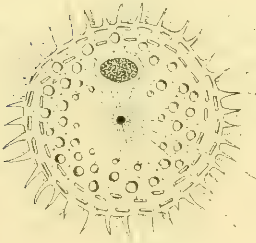


Fig. 5.

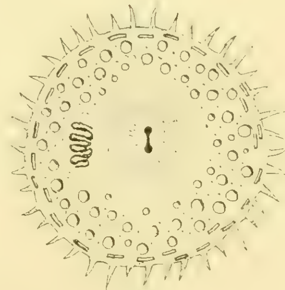


Fig. 6.

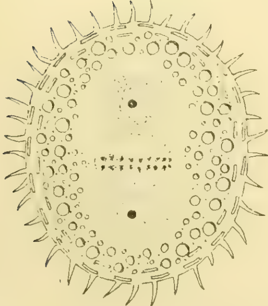


Fig. 7.

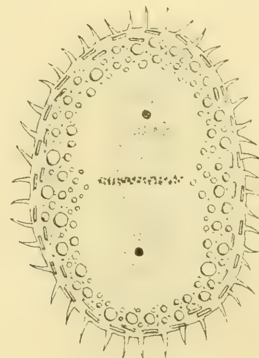


Fig. 8.

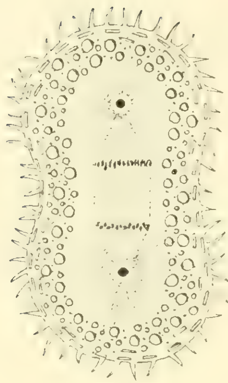


Fig. 9.

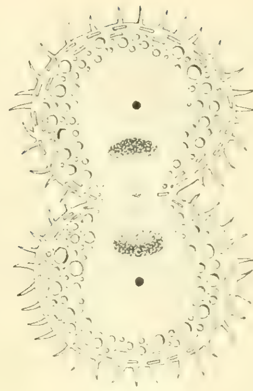


Fig. 10.

Fig. 5—10. Die sukzessiven Stadien der Fortpflanzung durch Teilung von *Acanthocystis aculeata*. Nach Schaudin aus Lang (57).

angeordnet, was das charakteristische Merkmal des Monasterstadiums bildet. Die Chromosomen werden jetzt halbiert und jede Hälfte der einzelnen Chromosomen gegen den entgegengesetzten Zellpol transportiert, wo sich die gesamten Chromosomen im Diasterstadium (Fig. 9) in zwei Gruppen anordnen. Gleichzeitig schnürt sich der Zelleib durch (Fig. 10), wonach die Organisation der Tochterkerne erfolgt. Jetzt trennen sich die beiden Tochterzellen voneinander, und so ist die Entstehung der neuen Generation vollzogen.

Wenn man die Abbildungen der beiden hier beschriebenen Teilungsformen dieser einzelligen Organismen genauer betrachtet, so gewinnt man den Eindruck, als beruhe der Fortpflanzungsmechanismus hier einzig und allein auf der Teilung. Nach vollzogener Teilung des Mutterorganismus muß selbstverständlich das Wachstum der Tochterorganismen, das reduzierte Volumen der neu gebildeten Zellen ergänzt werden, andere Reorganisationsvorgänge scheinen nicht nötig zu sein. Bei dieser Behauptung muß man voraussetzen, daß die Struktur dieser Organismen in allen Richtungen gleichartig ist. Zu dieser Annahme berechtigt direkte Beobachtung. Aber das gilt bloß für die morphologische innere Struktur dieser einfach gebauten Protozoen: damit ist jedoch noch nicht gesagt, daß in chemischer Hinsicht in jeder Hälfte der Zelle nicht etwa gewisse Unterschiede bestehen. Wäre das der Fall, so müßte nach der Teilung eines solchen Organismus in beiden Tochterzellen eine gewisse organisatorische Ergänzung erfolgen, wenn die Tochterzellen dem Mutterorganismus gleichen sollen.

Daß solche kompensatorische Prozesse sich überhaupt in den einzelligen Organismen abspielen, kann man bei denjenigen Protozoen feststellen, deren morphologische Struktur polar differenziert ist, wie man das z. B. bei *Stentor*, *Paramaecium* u. a. auf den ersten Blick erkennt. Für die Zeugungserscheinungen ist dieser Vorgang von prinzipieller Bedeutung; in letzter Zeit wurde von manchen Autoren (Wallengren, Jennings) darauf besonders hingewiesen. Wenn wir das Bild von *Stentor coeruleus* betrachten (Fig. 11 A), so fällt sofort auf, daß man an diesem Organismus ein vorderes und ein hinteres Ende unterscheiden muß, daß die Organisation dieser beiden Körperhälften (vgl. Erklärung der Fig. 11) vollkommen verschieden ist.

Stellen wir uns jetzt vor, daß dieser Organismus sich zerteilt (Fig. 11 B, C) und daß die Tochterzellen ihrer Organisation nach dem Mutterorganismus entsprechen müssen. Es liegt auf der Hand, daß der Mechanismus der Vermehrung sich nicht auf die Teilung selbst beschränken kann; der Teilung müssen Prozesse nachfolgen, welche entweder das in jedem Tochterorganismus vorhandene Material umdifferenzieren und dadurch die typische Struktur herstellen, oder es müssen Neubildungsprozesse erfolgen, welche das fehlende Vorder-, resp. Hinterende des Organismus neuproduzieren. Im letzteren Fall

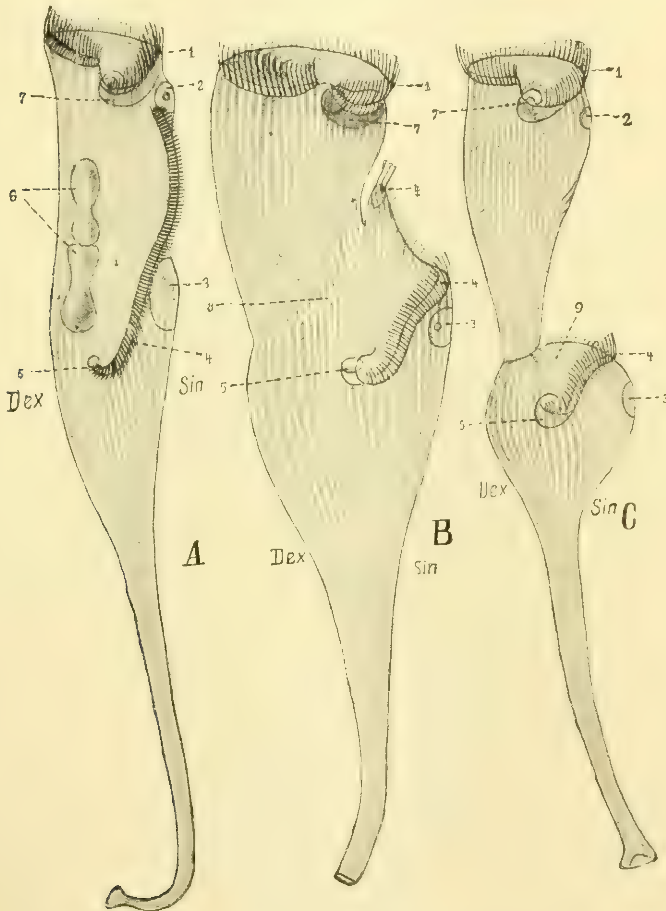


Fig. 11. *Stentor coeruleus* EHRBG. Länge 2—4 mm. A, B, C. Teilungsstadien von der Ventralseite. *1* adorale Membranellenzone des Muttertieres, die zur adoralen Zone des vorderen Tochtertieres wird, *2* pulsierende Vakuole des Muttertieres, *3.* pulsierende Vakuole des hinteren Tochtertieres, *4* neu auftretende adorale Membranellenzone des hinteren Tochtertieres, *5* Einsenkung des neuen Stirnfeldes desselben, in deren Grund sich das Cytostoma und der Cytopharynx zeigen, *6* Makronucleus, er hat sich eben geteilt, *7* spiralige Einsenkung (Peristom) des alten Stirnfeldes, in deren Grund das Cytostoma in den (nicht dargestellten) Cytopharynx führt, *8* Trennungslinie der beiden Tochtertiere, *9* neues Stirnfeld des hinteren Tochtertieres. *Dex* rechte, *Sin* linke Körperseite: die allgemeine Bewimperung des Körpers ist nicht dargestellt, dagegen die Streifung, die den Wimperreihen entspricht. Nach JOHNSON aus A. LANG.

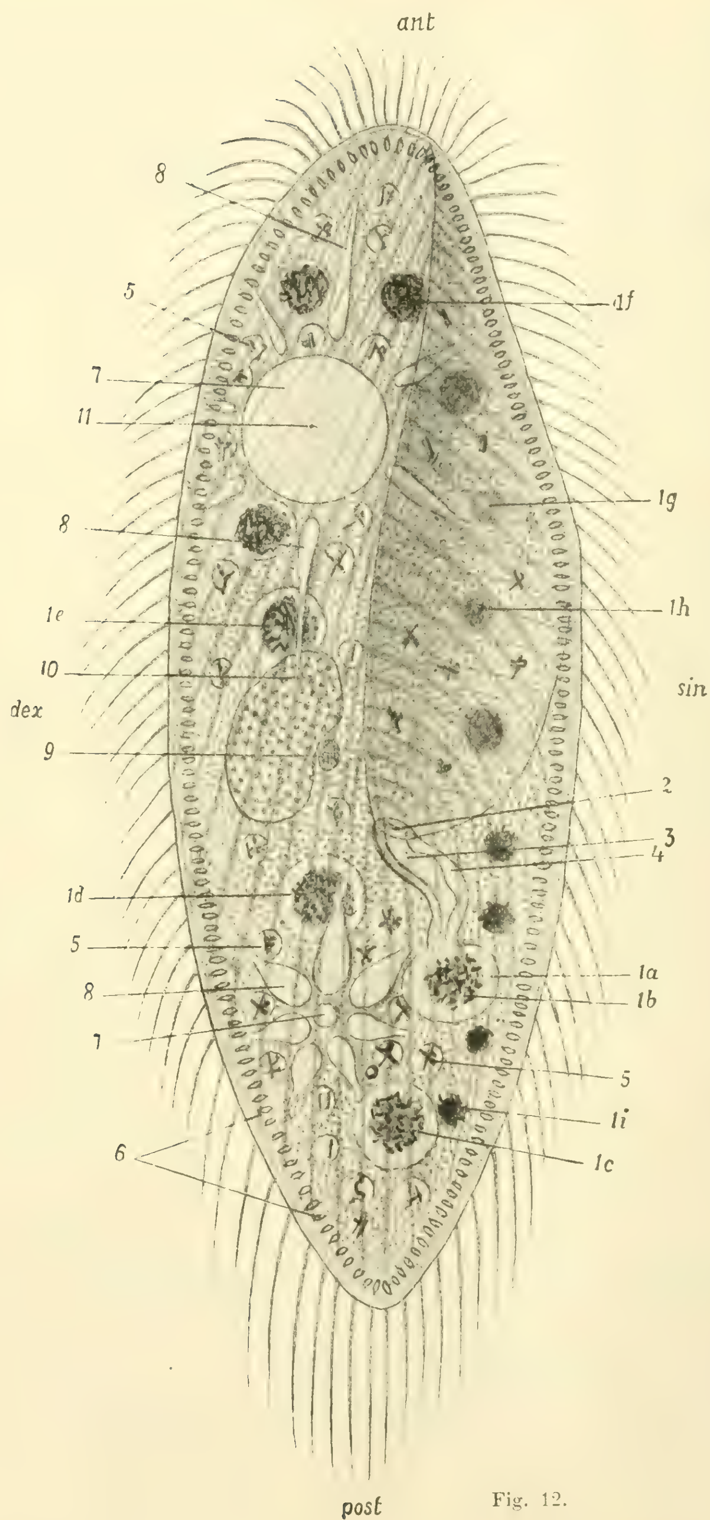


Fig. 12.

Fig. 12. *Paramaecium caudatum* EHRBG. Zu äußerst die cilientragende Pellicula, darunter die Alveolarschicht und darunter im Corticalplasma die Trichocystenschicht. Der Körper von der Bauchseite gesehen. *1* die aufgenommene Nahrung (Bakterien), *1a* Wasservakuole, die sich eben aus dem durch den Cytopharynx hineingestrudelten Wasser gebildet hat und welche ein Häufchen (*1 b*) eben hineingestrudelter Bakterien einschließt, *1c, 1d, 1e, 1f* Nahrungsvakuolen, in Zyklose begriffen, *1g*, *1h* zu Kotvakuolen gewordene Nahrungsvakuolen über dem Peristom, *1i* Exkrementballen nahe dem After, *2* Cytostoma, *3* undulierende Membran im Cytopharynx, *4* Cytopharynx, *5* Exkretkörner in Exkretvakuolen, *6* Trichocysten, *7* pulsierende Vakuole, eine vorn, eine hinten, die vordere unmittelbar vor der Entleerung, *8* Bildungsvakuolen, *9* Mikronucleus, *10* Makronucleus, *11* Porus der pulsierenden Vakuole. Nach LANG (57).

müßte das bei den Assimilationsvorgängen gewonnene Material dazu verbraucht werden, die Proliferationsmaterie zu liefern. Diese neugelieferte lebende Substanz muß erst entsprechend differenziert werden.

In der Tat haben z. B. die Untersuchungen von WALLENGREN (95) ergeben, daß „bei der Querteilung der hypotrichen Infusorien das ganze Wimperkleid der beiden Sprößlinge, sowohl die starren Rücken- und Randborsten als auch die großen Stirn- und Aftercirren erneut werden“. Auf Grund von Beobachtungen und der oben angeführten Analyse gelangen wir zu dem wichtigen Schluß, daß dem vegetativen Fortpflanzungsmodus durch Teilung außer diesem kardinalen Moment der Halbierung des bestehenden Organismus noch andere wichtige Vorgänge zugrunde liegen, welche die Ergänzung der neu geschaffenen Organisation in sich schließen.

Bevor wir zur näheren Analyse dieser Erscheinung gelangen, müssen einige Bemerkungen über die morphologischen Vorgänge der Fortpflanzung durch Teilnng vorausgeschickt werden, da diese Kenntnisse zum Verständnis der Physiologie der Fortpflanzung unerläßlich sind. Als Beispiel mögen Infusorien dienen, da sie besonders zu physiologischen Forschungen verwendet werden (vgl. Fig. 12).

Die Körperlänge von *Paramaecium* beträgt 0,1—0,3 mm, das Tier hat eine spindelförmige oder ovoide Gestalt. Das vordere Ende des Körpers ist stumpfer, nach links etwas abgeschrägt, und das hintere spitz abgerundet. Der Körper ist asymmetrisch, denn die linke und die rechte Körperhälfte sind nicht spiegelbildlich gleich. Außer der rechten und der linken, der vorderen und der hinteren Seite kann an dem Tier noch eine dorsale und eine ventrale Fläche unterschieden werden. An der ventralen ist eine Einsenkung (Peristom) zu sehen, in welcher die sogenannte Mundöffnung (Cytostoma) (Fig. 12, *2*) liegt; durch das Cytostoma öffnet sich nach außen ein S-förmiger, kurzer Kanal, welcher in das Innere des Zelleibes führt.

Das Protoplasma von *Paramaecium* besteht aus zwei Hauptschichten, dem Ekto- und dem Entoplasma. In dem Ektoplasma wieder unterscheiden wir: 1) eine äußere Schicht (Pellicula), welche nach außen dünne, für die Infusorien charakteristische Fortsätze — Wimperhaare, Cilien — entsendet. Diese sind bei *Paramaecium* von gleicher Größe, gleichmäßig an der Körperoberfläche verteilt und bilden für das Tier die lokomotorischen Organellen. Unter der Pellicula läßt sich 2) die Alveolarschicht des Ektoplasmas nachweisen, welche eine Wabenstruktur zeigt, und in der auch die kontraktilen Fibrillen (Myoneme) verlaufen. Sie umschließt 3) die Corticalschicht, welche die innerste an das Endoplasma angrenzende Ektoplasmaschicht darstellt. Hier liegen die kontraktilen Vakuolen.

Das Endoplasma hat eine körnige Struktur und umgibt die Kerne. *Paramaecium* hat, wie alle Infusorien, zwei Kerne: den großen Makronucleus (Fig. 12, *10*),

welchem die vegetative Rolle zugeschrieben wird, und den kleinen Kern, Mikronucleus (Fig. 12, *9*), welcher als propagatorisches Organ dient.

Die Fortpflanzung findet, wie oben erwähnt wurde, durch Zweiteilung statt. Die ersten Andeutungen der Teilung sind am Cytopharynx und Mikronucleus wahrnehmbar. Durch Spaltung des Cytostoma und durch Ausbuchtung des Cytopharynx wird der neue Zellenmund und Zellenschlund gebildet. Der Mikronucleus teilt sich karyokinetisch, der Makronucleus amitotisch, und der Zelleib wird durch die in den Körper immer tiefer einschneidende Teilungsfurche halbiert.

Wir haben bereits oben gesehen, daß die Fortpflanzung durch die Teilung noch von anderen wichtigen Vorgängen, die sich in der lebenden Materie abspielen, begleitet wird. Vom physiologischen Standpunkte aus ist hier besonders die Wachstumserscheinung zu beachten, da von zahlreichen Forschern die kausalen Momente der Teilung sich teilweise darauf zurückführen lassen. Bestimmte Dimensionen der Zellelemente bilden bekanntlich ein eigentümliches Merkmal eines jeden Lebewesens. Nun ist es bekannt, daß abgesehen von gewissen individuellen Variationen (vgl. Jennings, 44, 45) auch die Protozoen eine konstante Körpergröße aufweisen. Betrachtet man genau die Größe des plasmatischen Zelleibes und des in demselben enthaltenen Kernes, so können gewisse konstant auftretende Veränderungen im Laufe der Periode zwischen zwei aufeinander folgenden Fortpflanzungsteilungen festgestellt werden — mit anderen Worten, es läßt sich eine bestimmte Regelmäßigkeit in den Wachstumsprozessen der Protistenindividuen nachweisen. Mit der Untersuchung der Wachstumserscheinungen bei den Protozoen, welche im Zusammenhang mit den Fortpflanzungsprozessen stehen, befaßte sich hauptsächlich R. Hertwig (37—40) und seine Schüler Popoff (74—77), Rautmann (80), Kasanzeff (47), Wierzbicki u. a. Der R. Hertwigschen Schule verdanken wir auch die nähere Erforschung der quantitativen Verhältnisse zwischen der Kern- und Plasmamasse zwischen zwei aufeinanderfolgenden Fortpflanzungsakten. Das Prinzip der Kernplasmaproportion wurde in die Biologie von Th. Boveri (5, p. 73 u. 74) eingeführt, indem der genannte Autor auf Grund seiner klassischen Forschungen an Echinidenembryonen feststellte: „Die Kerngröße und Kernzahl und demgemäß auch die Zellengröße und Zellenzahl einer Seeigellarve ist also — ceteris paribus — proportional bezw. umgekehrt proportional der Zahl der Chromosomen, die in der Ausgangszelle vorhanden waren.“ Boveri also gebührt die Priorität, das fundamentale Gesetz der Kernplasmaproportion in die biologischen Disziplinen eingeführt zu haben. R. Hertwig hat ein Jahr später dieses Prinzip für die Protistologie entwickelt, wobei er sich auf die Angaben von Th. Boveri, von Gerasimoff am Pflanzenmaterial, auf eigene Resultate und diejenigen seiner Schüler stützte.

R. Hertwig bekämpft zunächst die frühere Anschauung, daß die Fortpflanzung der Zellorganismen eine direkte Folge des Wachstums der Zelle sei; oder daß bei der Einleitung des Teilungsvorganges dem Kern- oder dem Protoplasma die Priorität gebührt. Die beiden Zellbestandteile stehen in intimster Wechselbeziehung zueinander, und deshalb müssen solche biologische Vorgänge wie die Zellteilung auf Veränderungen dieses Wechselverhältnisses beruhen. Daß die Fortpflanzung sich nicht direkt auf die Wachstumserscheinungen

zurückführen läßt, geht schon aus der von KASANZEFF (47) festgestellten Tatsache hervor, daß in Hungerkulturen von *Paramaecium* auch Vermehrungsakte vorkommen und in gewissen Fällen sogar rascher verlaufen als in Futterkulturen.

In Anbetracht dieser innigen Wechselbeziehung zwischen den elementaren Zellkomponenten muß man nach der gegenwärtig allgemein in der Wissenschaft anerkannten HERTWIGschen Auffassung annehmen, daß die Veränderungen in dem Massenverhältnis zwischen Kern und Protoplasma, welches von R. HERTWIG (38) als Kernplasmarelation bezeichnet wird, den Fortpflanzungserscheinungen zugrunde liegen. Zwischen zwei aufeinander folgenden Fortpflanzungsakten verändern sich die Massenverhältnisse des Protoplasmas und des Kerns. Das Protoplasma erfährt nämlich von einer Teilung zur anderen eine allmähliche zeitlich ganz gleichmäßig verteilte Massenzunahme. Anders verhält sich nach den Angaben von R. HERTWIG und seinen Schülern der Kern. Gleich nach vollzogener Teilung findet eine Abnahme der Kernmasse statt, und dieser Zustand ist in seiner Dauer durch die Umgebungstemperatur bedingt[1]. Sodann wächst der Kern ganz langsam weiter bis zum Zeitpunkt, wo die Teilung beginnt. Die Periode des gleichmäßigen, aber langsamen Kernwachstums wird von R. HERTWIG als funktionelles Wachstum bezeichnet. In dieser Phase entzieht der Kern gewisse Substanzen dem Protoplasma, und durch diesen Vorgang wird das Protoplasma in aktiven Zustand versetzt. Die Phase des funktionellen Wachstums zeichnet sich also dadurch aus, daß das Protoplasma rascher, intensiver wächst als der Kern, dessen Aufgabe in dieser Periode sich auf das Auslösen der Lebenserscheinungen im Protoplasma beschränkt. Dadurch wird jedoch in der Kernplasmarelation ein Mißverhältnis geschaffen, welches eine Art von Spannung zwischen den beiden Organismuskomponenten, Plasma und Kern, herbeiführt. „Ich nehme an — sagt HERTWIG (41a, p. 20) — daß, wenn ein Höhepunkt der Kernplasmaspannung erreicht wird, der Kern die Fähigkeit gewinnt, auf Kosten des Protoplasmas zu wachsen, und daß die sich hierbei vollziehenden Stoffumlagerungen zur Teilung der Zelle führen.“ Deshalb findet unmittelbar vor dem Teilungsakte des Protistenorganismus eine ganz rapide Zunahme der Kernmasse statt, und diese Phase wird von R. HERTWIG als Teilungswachstum bezeichnet. Die Kernplasmaspannung bildet gleichzeitig ein Auslösungsmoment für den Fortpflanzungsakt der Zelle, welcher sich durch Teilung dieses mütterlichen Organismus äußert.

Die hier auseinandergesetzten Prinzipien der R. HERTWIGschen Theorie wurden später im Laboratorium dieses Forschers von seinen Schülern weiter ausgearbeitet und ergänzt. Es handelte sich hier hauptsächlich darum, wie die inneren und äußeren Bedingungen auf die Kernplasmarelation resp. Kernplasmaspannung einwirken, und eo ipso wie sie die Fortpflanzungsbedingungen regulieren. Hinsichtlich der Ernährungszustände haben die Versuche von KAZANZEFF (47) schon früher ergeben, daß bei Paramäcien durch das Hungernlassen der Tiere eine rasche Zunahme des Kernes herbeigeführt werden

1) Diese Abnahme des Kernvolumens hat nach den Angaben von POPOFF (74) ihren Grund erstens in der durch Zusammenziehung des Kerns bewirkten Verminderung des Kernsaftes, zweitens in der nach der Zellteilung zu beobachtenden Kernumformung.

kann. Später degeneriert der Kern eines solchen Individuums, wobei das Chromatin in Form von brauner Masse eliminiert wird. Während der Kern an Volumen zunimmt, vermindert sich das Volumen des Plasmas. Wenn in den Hungerkulturen Teilungen eintreten, so ist der Körper solcher Tiere kleiner als bei wohlgenährten in Teilung begriffenen Infusorien. Daraus ergibt sich der Schluß, daß auch eine Umregulierung der Kernplasmarelation stattfinden kann.

Von großer Wichtigkeit scheinen mir die Versuche von Popoff (76, 77), zu sein, in denen man die inneren Verhältnisse im Zellorganismus künstlich zu verändern suchte oder die Untersuchung an solchen Infusorienindividuen (*Paramaecium, Stentor, Frontonia*) vornahm, bei denen die inneren Verhältnisse zufällig bei physiologischen Prozessen sich verändert hatten. Das wurde durch Durchschneidungsversuche, Zentrifugierungsexperimente und Unterdrückung der Zellteilungen bewerkstelligt, und endlich wurden auch Beobachtungen an Individuen gemacht, welche durch vorangegangene Teilung sich in anormalem Zustande der Kernplasmarelation befanden. Durch die oben aufgezählten künstlichen Eingriffe wurde stets derselbe Zustand herbeigeführt. Aus allen diesen Versuchen läßt sich der Schluß ableiten, daß, damit die experimentell erzeugte verschiedene Größe des Individuums dauernd fixiert bleibe, eine bestimmte für die gegebenen Bedingungen als normal zu betrachtende Kernplasmarelation hergestellt werden muß. „Ist dieselbe einmal erreicht, ungeachtet der für die Herstellung dieses normalen Kernplasmaverhältnisses in Betracht kommenden Kern- und Plasmavolumina, so bleibt auch die Zellgröße dauernd erhalten. In allen Zellen, welche gleichzeitig auch den Kernplasmaspannungsmoment erreichen, tritt auch die Fortpflanzung synchronisch auf.“

Von den Einflüssen der äußeren Bedingungen auf die Kernplasmaverhältnisse und selbstverständlich auch indirekt auf die Vermehrungsbedingungen wurde bisher der Einfluß der Temperatur erforscht. Beachtung verdienen die von Wierzbicki und Popoff (74) im Laboratorium von R. Hertwig an *Frontonia leucas*, *Paramaecium caudatum* und anderen Infusorien ausgeführten Arbeiten. Die Untersuchungen von Wierzbicki stimmen mit den Resultaten von Popoff (74) überein. Da jedoch die ersteren nicht abgeschlossen worden sind, beschränkt sich unser Bericht auf die Ergebnisse des letzteren. Der genannte Forscher hat zuerst den Verlauf der Veränderungen in der Kernplasmarelation bei konstanter Temperatur von 25° bestimmt. Seine Resultate bestätigen vollauf die von R. Hertwig vorher angegebenen und hier bereits besprochenen Regeln. Ein Blick auf die in Fig. 13 abgezeichnete Kurve, welche Popoff angibt, zeigt ein gleichmäßiges Wachstum des Protoplasmas und zwei Hauptphasen im Kernwachstum (funktionelles- und Teilungswachstum). Aber sehr wichtig und ganz neu sind die Ergebnisse, welche auf Grund der Messungen der Tiere aus sogenannter Kältekultur (Kultur bei 14°) und Wärmekultur (25°) sich ergeben. Es stellte sich nämlich heraus, daß die niedere Temperatur ein Faktor ist, welcher die Kernplasmaverhältnisse der Zelle beeinflussen kann und zwar in folgendem Sinne: „Die von einer höheren in niedrigere Temperatur gebrachten Frontonien und Stylonychien zeigten schon nach der ersten Teilung eine je nach den Temperaturunterschieden mehr oder weniger stark auffallende Zunahme der Teilungsgröße der Zelle. Auf die Kernplasmaverhält-

nisse hin untersucht, zeigten diese Zellen nicht nur absolut, sondern auch relativ einen größeren Kern, als die Wärmetiere, d. h. bei den Kältetieren wird die Kernplasmarelation zugunsten des Kernes verschoben. Da die Wachstumskurven bei den Kältetieren einen ähnlichen Verlauf wie bei den Wärmetieren aufweisen, so kann man diese Zellvergrößerung auf den später eintretenden Moment der Kernplasmaspannung zurückführen: Das Plasma muß ja mehr anwachsen, um bei dem in der niederen Temperatur größer gewordenen Kern den Moment der Kernplasmaspannung erreichen zu können.“

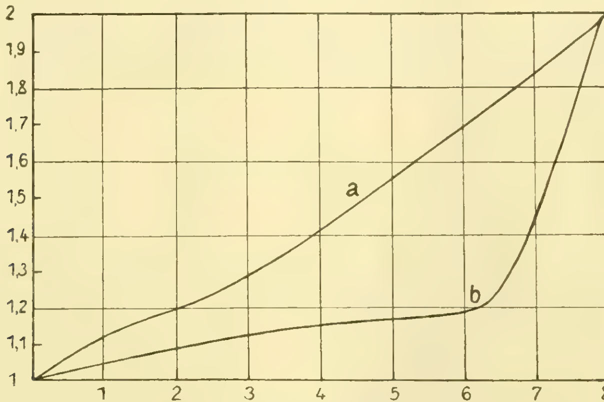


Fig. 13. Kurve, welche das Wachstum des Protoplasmas (*a*) und des Kerns (*b*) im Laufe der Zeit veranschaulicht. Auf der Abszisse ist die Zahl der Stunden seit der letzten Teilung, auf der Ordinate die Wachstumsgröße verzeichnet. Nach Popoff (76).

Etwas andere Resultate hinsichtlich des Temperatureinflusses auf die Kernplasmarelation erhielt Rautman (80) an *Paramaecium caudatum* (Kulturen bei 10, 15, 20, 25°). Er gibt an, daß das Steigen oder Sinken der Kernplasmarelation und die Häufigkeit der Teilungen nicht ganz parallel mit dem Steigen oder Sinken der Temperatur verläuft. Bei 20° ist das Optimum der Kernplasmarelation erreicht und bis 25° steigt noch die Teilungszahl, obschon die Kernplasmarelation sich verkleinert. Dieser Autor weist auch darauf hin, daß der Infusorienorganismus imstande ist, die Kernplasmarelation umzuregulieren.

b) Das Verhalten der Protistenorganismen im Laufe der Generationen. Depressions-Degenerationserscheinungen, das Problem des sogenannten natürlichen Todes in der lebenden Substanz der Protisten.

Nachdem wir im vorhergehenden die wichtigsten physiologischen Bedingungen der Zeugung durch Teilung bei Protozoen kennen gelernt und auch die wesentlichen inneren Faktoren dieser biologischen Bedingung analysiert haben, können wir uns jetzt zu weiteren Problemen wenden, welche mit dieser Zeugungsform in innigem Zusammenhang stehen. An erster Stelle wollen wir uns hier mit der in der Biologie der neueren Zeit viel behandelten Frage befassen, wie sich die einzelligen Organismen im Laufe der aufeinander folgenden Generationen verhalten. Von besonderem Interesse erschien die Frage, ob diese Vermehrungsart unendlich lange fortdauern kann, und ob die Lebensfähigkeit der

lebenden Substanz im Laufe der Generationen herabgesetzt wird oder nicht. Bei den einzelligen Organismen ist die Entscheidung dieser Fragen besonders wichtig. Von der These ausgehend, daß die einzelligen Organismen sich unendlich lange durch vegetative Zeugung fortpflanzen können und daß auf diese Weise „die Kontinuität des Lebens in gleicher Form gewahrt“ bleibt, hat Weismann (96) die einzelligen Organismen als unsterblich bezeichnet und gleichzeitig die Meinung ausgesprochen, daß der normale, aus inneren und äußeren Ursachen eintretende Tod der Metazoen eine Neuerwerbung der phylogenetischen Entwicklung ist.

Die Priorität, auf diesem Gebiete rationelle Untersuchungen angestellt zu haben, gebührt dem französischen Forscher E. Maupas (63, 64). Vor allem untersuchte er die äußeren Faktoren, welche die Schnelligkeit der Teilungen beeinflussen. Als Untersuchungsmaterial

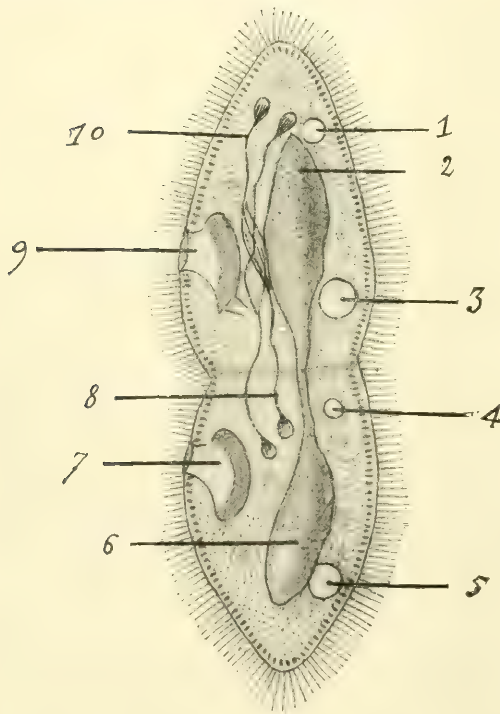


Fig. 14. Fortpflanzung durch Teilung von *Paramaecium aurelia* O. F. M. *1* neue pulsierende Vakuole im vorderen Tochtertier, *2* vordere Hälfte des sich amitotisch teilenden Makronucleus, *3* vordere pulsierende Vakuole des Muttertieres (hintere des vorderen Tochtertieres), *4* neu aufgetretene vordere pulsierende Vakuole des hinteren Tochtertieres, *5* hintere pulsierende Vakuole des Muttertieres, *6* hintere Hälfte des sich amitotisch teilenden Makronucleus, *7* Cytopharynx des hinteren Tochtertieres, durch Knospung aus dem vorderen (*9*) entstanden, *8* und *10* mitotische Teilung der beiden Mikronuclei, *9* Cytopharynx des vorderen Tochtertieres, aus dem Cytopharynx des Muttertieres direkt hervorgegangen. Nach R. Hertwig aus Lang (57).

dienten mehrere Infusorienarten, wie *Stylonychia mytilus, Onychodromus grandis, Paramaecium aurelia* (vgl. Fig. 14), *Oxytricha, Leucophrys patula.* Er fand dabei, daß diese Schnelligkeit von der Individualität der Art, ferner von der Quantität der aufgenommenen Nahrung, der Anpassungsfähigkeit des Tieres an dieselbe, endlich auch von der Temperatur abhängt.

Maupas führte die Kulturen von Infusorien in strenger Inzucht und isolierte teilweise eine Generation nach der anderen. Die Beobachtungen dieses Forschers haben das wichtige Resultat ergeben, daß im Laufe der Generationen die Vermehrungskraft abgeschwächt wird, daß die Kultur endlich in einen Zustand der Depression gerät,

aus welcher sie sich zwar noch erholen kann, daß aber dann der Zellorganismus durch weitere Teilung so sehr abgeschwächt wird, daß endlich die Kultur abstirbt. Gewöhnlich teilt sich *Paramaecium caudatum* durchschnittlich einmal in 24 Stunden (in einer Temperatur von 15—17° C). Im Stadium der Depression werden die Intervalle zwischen den aufeinander folgenden Teilungsakten immer länger.

Maupas (64) machte die Wahrnehmung, daß das Tier sich aus diesem Depressionszustand nur durch sexuellen Vorgang der Kopulation retten kann. Der Depressionszustand entspricht nämlich der „sexuellen Reife", in welcher der Kernapparat, und zwar der Mikronucleus, erneuert werden muß, was eben durch Kopulation erreicht werden kann. Der Zustand der sexuellen Reife, in welchem die vegetativen Vermehrungsvorgänge pausieren und welcher eben die günstigste Zeit für Konjugation bildet, tritt nach Maupas lange vor dem Absterben der Kultur ein.

Wenn man bei Infusorien die Kopulation verhindert und die Tiere zugleich stark füttert, so vermehren sie sich in lebhafter Weise noch weiter, geraten aber bald in den Zustand der sexuellen Degeneration, in welcher die Konjugation anormal verläuft und unfruchtbar bleibt und in welchem die Degeneration des Mikronucleus stattfindet. Erst später sollen die Störungen in der übrigen Körperorganisation auftreten: der orale Wimperapparat atrophiert, der Körper schrumpft zusammen, so daß sich dadurch das Volumen des Zelleibes reduziert; gleichzeitig mit den Degenerationserscheinungen in plasmatischen Gebilden treten auch im Makronucleus Zerfallsphänomene auf, und jetzt stirbt die Kultur aus.

Diese von Maupas gemachten Beobachtungen sind von prinzipieller biologischer Bedeutung. Sie würden dafür sprechen, daß bei den einzelligen Organismen die vegetative Zeugung durch Teilung nur durch eine bestimmte Anzahl von Generationen stattfinden kann und sodann eine Erneuerung durch Konjugation in der betreffenden lebenden Materie erfolgen muß. Der ganze Fortpflanzungstypus der Infusorien hat demnach zyklischen Charakter, wo nach einer bestimmten Anzahl vegetativ entstehender Generationen eine sexuelle Generation auftreten müßte, da sonst der Organismus einer Degeneration anheimfällt. — Von besonderer Wichtigkeit sind in bezug auf das uns hier interessierende Problem die Experimente von G. N. Calkins (9—12). Den Ausgangspunkt für seine Arbeit bildeten die Resultate von Maupas, und er stellte sich darin folgende drei Fragen: 1) ob die Geschichte einer betreffenden Protozoenrasse wirklich zyklischen Charakter trägt, was aus der Arbeit von Maupas hervorzugehen schien; 2) wenn es wirklich der Fall ist, so drängt sich die Frage auf, ob die Verjüngung immer nur durch Konjugation hervorgerufen werden kann; und 3) ob durch andere äußere Faktoren nicht derselbe Effekt erreicht werden kann.

Calkins (11) bediente sich bei allen seinen Experimenten der Isolierungsmethode. Jede Generation wurde bald nach vollzogener Teilung isoliert, bezeichnet und weiter beobachtet. Diese Arbeit dauerte 23 Monate, und es konnte in dieser Zeit festgestellt werden, daß in ungefähr regelmäßigen Zeitabständen das Stadium einer Depression eintrat und sich ausschließlich durch den physiologischen Zustand der Vitalitätsabschwächung geltend machte — die Teilungen immer seltener wurden und die Kultur

bald einging. Nun versuchte Calkins, die Kultur durch den Einfluß äußerer Faktoren anzuregen. Er züchtete die Kultur in Heuinfusion und regte die Infusorien durch Uebertragung für kurze Zeit in Fleischextrakt zweimal so an, daß sie sich wieder erholten und weiter vegetativ vermehren konnten. Nachdem nun im dritten Entwicklungszyklus wieder nach einer Reihe von Generationen das Stadium der Depression gekommen war, verwendete Calkins den Pankreasextrakt, um den Infusorien einen neuen Reiz zu verschaffen. Bei einer neuen Depressionsperiode erwies sich die Temperaturerhöhung der Umgebung als wirksam, endlich aber kam eine Zeit, in welcher alle möglichen, von dem Forscher versuchten Reize sich als vollkommen erfolglos erwiesen. Calkins versuchte nämlich Extrakte von Fleisch, Pankreas, Gehirn, Aepfeln usw., behandelt die Versuchsobjekte mit verschiedenen Säuren und Salzen, bemühte sich, die Organismen mit Nitroglyzerin und mit galvanischem Strom anzuregen — alles jedoch mit entschiedenem Mißerfolg. Zwar meint er, daß es dennoch nicht ausgeschlossen ist, daß man vielleicht noch mit anderen Agenzien das Leben der Individuen verlängern könnte, doch auf Grund dieser sehr sorgfältigen Untersuchungen kann es nach seiner Meinung als ziemlich sicher gelten, daß mit dieser Kultur (742 Generationen) schon die äußerste erreichbare Grenze der vegetativen Vermehrungspotenz erreicht wurde. Sehr wichtig scheint seine Beobachtung zu sein, daß in diesem letzten Depressionsstadium, aus welchem sich die Tiere nicht mehr erholen konnten, in ihrer morphologischen Struktur sich gewisse Veränderungen zeigten, welche in früheren Depressionszuständen nicht wahrzunehmen waren. Diese Veränderungen verliehen den Individuen den Charakter einer Degeneration: der Zustand der morphologischen Struktur des Protoplasmas hatte sich besonders in seiner kortikalen Schicht umgeändert, in welcher man die Vakuolisation beobachten konnte, und im Endoplasma, welches wieder eine Destruktion aufwies. Außerdem beobachtete Calkins (12) sehr deutliche Degenerationsbilder in der Struktur des Mikronucleus, welcher auch nicht mehr imstande war, seine Funktion auszuführen. Der anormale Zustand, in welchem sich die Tiere in dieser Periode befanden, machte sich oft auch durch lange Retardation oder absolute Unmöglichkeit der gegenseitigen Abtrennung der Tochterindividuen nach begonnener Teilung kenntlich. Fig. 15, welche der Arbeit von Calkins (12) entnommen ist, stellt ein solches Monstrum dar, welches die Teilung absolut nicht zu Ende zu bringen vermag.

Diese morphologischen Veränderungen bilden also die durchgreifenden Unterschiede zwischen dem Depressionsstadium und demjenigen Zustand, welcher als senile Degeneration betrachtet werden könnte. Wenn jedoch zwischen der Depression und der Degeneration ein Unterschied nach Calkins besteht, so hat dieser Autor von der sexuellen Degeneration nichts gesagt. Wenn eine Degeneration eintritt, so bezieht sie sich sowohl auf die generativen als auch auf die vegetativen Lebenserscheinungen. Die Degeneration ist demnach stets eine Erscheinung von senilem Charakter. Die kausalen Momente dieser senilen Degeneration sind bisher noch nicht positiv bekannt. Calkins ist der Ansicht, daß man hier zwei Vermutungen als gerechtfertigt betrachten könnte: 1) man könnte annehmen, daß sich in einem solchen Organismus im Laufe der Generation schädliche Produkte von früheren Vegetationsperioden dieser lebenden Materie angesammelt haben, oder daß sich

in dieser Substanz gewisse anormale, physikalische, innere Bedingungen ausgebildet haben, welche die Herabsetzung der vitalen Funktionen zur Folge haben, 2) man könnte vermuten, daß gewisse plasmatische Elemente, welche gewöhnlich mit einem bestimmten Potential der Aktivität ausgestattet sind, im Laufe der aufeinanderfolgenden vegetativen Vermehrungsakte dieses Potential verbrauchen und so allmählich in den Zustand geraten, in welchem sie es auch unter dem Einfluß äußerer Reize nicht mehr renovieren können.



Fig. 15.

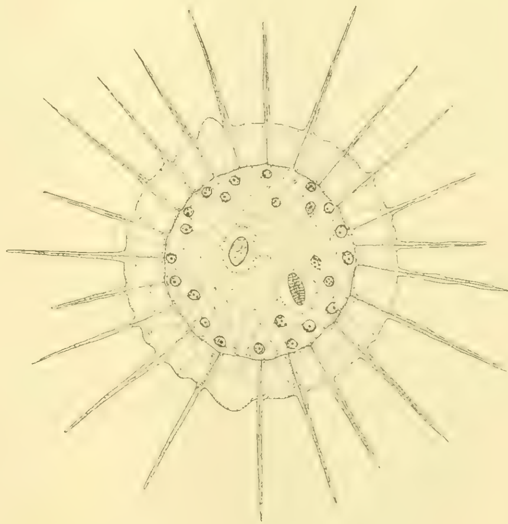


Fig. 16.

Fig. 15. *Paramaecium* im Zustande der senilen Degeneration. Kernteilung mit ausgebliebener Plasmateilung. Nach CALKINS (12).

Fig. 16. *Actinosphaerium Eichhorni.* Aeußere alveoläre Schichte entspricht der Rindensubstanz. Punktiert ist die Marksubstanz abgebildet. In der Marksubstanz sind die Kerne und Nahrungspartikelchen sichtbar. Nach R. HERTWIG (40).

Eine gründliche Revision des ganzen in Rede stehenden Problems verdanken wir R. HERTWIG (40). Seine Experimente wurden an dem Sonnentierchen *Actinosphaerium Eichhorni* ausgeführt. Dieses Heliozoon (Fig. 16) hat kugelige Gestalt, der Körper ist mit strahlenartig angeordneten Pseudopodien versehen. Im Protoplasma kann man eine Rinden- und eine Marksubstanz unterscheiden. In der Rinde liegen die kontraktilen Vakuolen, in der Marksubstanz mehrere Kerne von *Actinophaerium.*

Dieses Tier pflanzt sich gewöhnlich durch Teilung fort. Die Zeit der vegetativen Fortpflanzung entspricht selbstverständlich der Periode der energischen Zellfunktion. Nun gelangte HERTWIG in seinen klassischen Untersuchungen (40) zu der Ueberzeugung, daß die fortdauernde Zellfunktion nach gewisser Zeit weitgehende Veränderungen in der Zellorganisation veranlasse, welche zur Degeneration, mit

anderen Worten zum physiologischen Tode führen. HERTWIG stellte fest, daß bei den Protozoen die Veränderungen sowohl im Kernapparat, als auch im Protoplasma auftreten, welche ein weiteres Funktionieren dieses Organismus unmöglich machen. Was den Kernapparat betrifft, so haben nach HERTWIG die gesamten Kernveränderungen im Depressionszustande der Tiere „einen Grundzug: die Vermehrung der Kernsubstanz auf Kosten des Protoplasmas, eine Erscheinung, die im Anschluß an eine vorangegangene übermäßige Fütterung eintritt und daher wohl auf die mit der Fütterung einhergehende assimilatorische Tätigkeit zurückgeführt werden muß". Die Vermehrung der Kernsubstanz äußert sich in den Depressionszuständen: in einer Vergrößerung der Einzelkerne, 2) in einer Vermehrung der Kernanzahl, 3) in einer Vermehrung und Vergrößerung der Kerne zugleich. Fig. 17 und 18, welche wir hier aus HERTWIGS Arbeit reproduzieren, zeigen die sukzessiven Stadien der Vergrößerung des Kernapparates. Manchmal bildet sich statt mehrerer Riesenkerne nur ein einziger, sehr großer Riesenkern, welcher in der Mitte des tierischen Körpers liegt. R. HERTWIG stellte weiter fest, daß solche stark vergrößerte Kerne in der

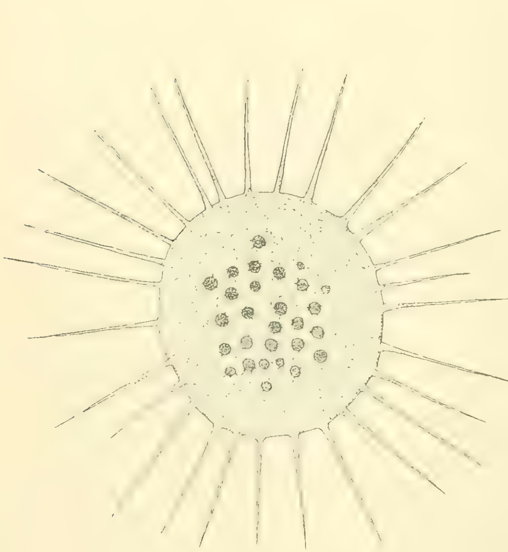


Fig. 17.

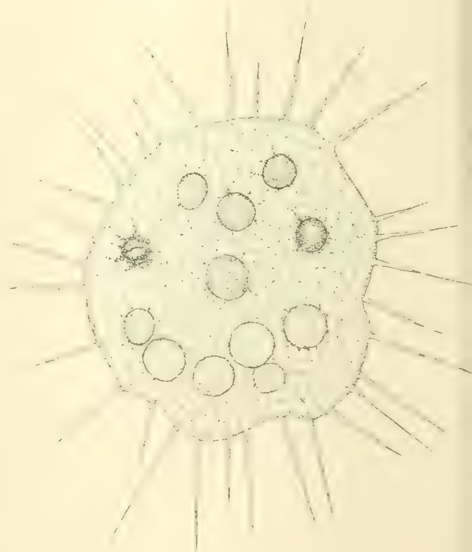


Fig. 18.

Fig. 17. *Actinosphaerium* am Beginn des Depressionszustandes. Beginnende Kernvergrößerung. Nach R. HERTWIG (40).

Fig. 18. *Actinosphaerium* in Riesenkernbildung begriffen. Veränderungen in Pseudopodien. Nach R. HERTWIG (40).

Regel nicht lange den Bestandteil der Zelle bilden: es können in kurzer Zeit fast gleichzeitig sämtliche Kerne in Chromidien aufgelöst werden, oder die Riesenkerne können ausgeschlossen werden. Hinsichtlich der Auflösung in Chromidien muß bemerkt werden, daß durch Auflösung des ganzen Kernapparates zum Chromidium [1]), wie

1) Als Chromidien hat R. HERTWIG (40) kleine, sich wie Chromatin färbende, in Protoplasma eingeschlossene Körperchen bezeichnet, welche aus einem Gemisch von Chromatin und anderen Nukleolarsubstanzen bestehen.

es z. B. Fig. 19 darstellt, der Zelle eigentlich die Lebensmöglichkeit entzogen wird, da die Neubildung der Kerne aus Chromidien unmöglich ist [HERTWIG [1])]. Der Verfasser nimmt an, daß in jenen Fällen, in welchen sich die Individuen mit Chromidium erholen, ein Teil der Kerne der Auflösung in Chromidium entgangen ist und daß diese Kerne ihre Organisation bewahrt haben.

Die Individuen mit Riesenkernen verlieren ebenfalls ihre inneren Lebensbedingungen, da die Kerne, wie oben erwähnt, ausgestoßen werden (Fig. 20), und das Protoplasma bekanntlich ohne Kern nicht existieren kann. Den Prozeß der Kernausstoßung betrachtet R. HERTWIG als einen echt physikalischen Vorgang, welchem osmotische Veränderungen zugrunde liegen.

Die Veränderungen im Kernapparat werden auch von Veränderungen im tierischen Protoplasma begleitet: so können die Pseudopodien entweder vollkommen schwinden, oder sie können in größerer Zahl untereinander verschmelzen und schließlich kegelförmige Aufsätze

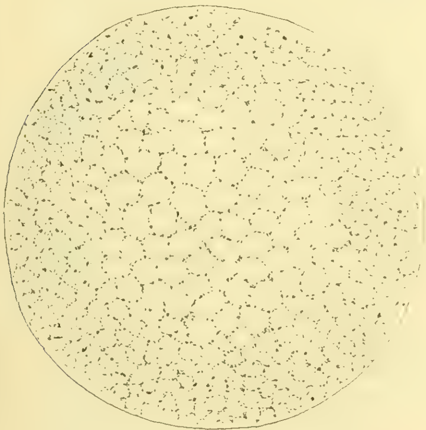


Fig. 19.



Fig. 20.

Fig. 19. *Actinosphaerium,* dessen ganzer Kernapparat in Chromidium aufgelöst ist. Nach R. HERTWIG (40).

Fig. 20. *Actinosphaerium,* dessen Riesenkerne eben ausgestoßen werden. Weitgehende Veränderungen in Pseudopodien. Nach R. HERTWIG (40).

erzeugen, in denen die Achsenfäden in Bündeln angeordnet sind. Der Unterschied zwischen der Struktur der Mark- und der Rindensubstanz kann vollkommen aufgehoben werden; auch die Phänomene der Störungen im Stoffwechsel können jetzt auftreten. Durch alle diese Veränderungen ist das weitere physiologische Funktionieren des Tieres unmöglich, und der Tod des Organismus wird unvermeidlich.

R. HERTWIG faßt seine Resultate auf diesem Gebiete folgendermaßen zusammen: „Bei fortdauernder Funktion überwiegt das funktionelle Wachstum des Kernes die Resorptionsvorgänge und führt schließlich zu einer starken, weitere Funktion unmöglich machenden Kernhyper-

1) Bei der physiologischen Degeneration von Opalina ranarum soll die Rekonstruktion des Kernes aus den Chromidien möglich sein [DOBBELL (19)].

trophie. Dieser Kernhypertrophie entsprechen die von Calkins als Depression bezeichneten Zustände der Zelle, von denen oben schon die Rede war, während deren Nahrungsaufnahme und Vermehrung pausieren. Es hängt von dem Grade dieser Depression ab, ob sie wieder beseitigt werden kann, was nur durch eingreifende, eine Verkleinerung des Kernes bewirkende Veränderungen möglich ist. Gelingt die Kernreduktion nicht oder schreitet die Kernvergrößerung sogar weiter fort, so tritt der Tod aus inneren Ursachen, der physiologische Tod, ein.“ (R. Hertwig, 40, p. 305.)

Im Gegensatz zu Maupas unterscheidet R. Hertwig nicht zwischen sexueller und seniler Degeneration. Das Stadium, in welchem nur die Fortpflanzung gehemmt wäre, in welchem bei Infusorien die Veränderungen im Mikronucleus, dem Geschlechtskerne, auftreten sollen, konnte Hertwig und seine Schüler auch bei seinen Studien über Infusorien nicht feststellen. Der Unmöglichkeit der Vermehrung liegen also dieselben Störungen zugrunde, welche auch den physiologischen Tod herbeiführen, die Störungen in der Organisation des Protoplasmas und des Kernapparates.

Es drängt sich nun aber die Frage auf, warum eigentlich alle einzelligen, sich vegetativ vermehrenden Organismen nicht aussterben. Die Depressionsstadien müssen doch durch die fortdauernde physiologische Funktion hervorgerufen werden. Es existieren in der Natur vielfältige Regulationen, deren Aufgabe es ist, die durch die physiologische Funktion herbeigeführten Depressionszustände möglichst hintanzuhalten. Die Konjugation und der Encystierungsprozeß sind eben als solche Einrichtungen aufzufassen. Außerdem haben auch äußere Faktoren oft eine große Bedeutung bei der Regulierung des Wachstumsverhältnisses zwischen dem Kerne und dem Protoplasma, auf welches, wie oben bereits hervorgehoben wurde, in letzter Instanz das normale Funktionieren der Zelle zurückgeführt werden muß. Die von Calkins gewonnenen Resultate können hierin eine Interpretation finden. Dem Depressionszustand mußten dort die Störungen im Kernapparat (Hypertrophie und Hyperplasie) zugrunde liegen. Der Einfluß der äußeren, von Calkins angewandten Faktoren hat hier die Resorption eines Teiles des Kernmaterials erleichtert, was den Gleichgewichtszustand in der Zellorganisation wieder geschaffen hat.

Die Resultate der Arbeit von R. Hertwig [1]) haben weiteren Forschungen neue Bahnen gewiesen. Es geht nämlich aus seinen Versuchsergebnissen hervor, daß die Intensität und Dauer der vegetativen Fortpflanzung im innigen Zusammenhang mit dem Funktionszustand der Zelle steht. Da dieser Zustand mit der Wechselbeziehung zwischen dem Protoplasma und Kern zusammenhängt, sind für die Physiologie der vegetativen Fortpflanzung diejenigen Faktoren von Bedeutung, welche die „Kernplasmarelation“ beeinflussen. Indem ich diesbezüglich auf die Arbeit von R. Hertwig (40) und das Sammelreferat von Rh. Erdmann (29) und J. Bury (8) verweise, möchte ich an dieser Stelle nur noch erwähnen, daß bezüglich der Depressionszustände M. Popoff (77) die Angaben von R. Hertwig auch an

1) Vgl. auch die Angaben von Borowsky (4) aus dem Institut Bütschlis, welcher auf Grund seiner Untersuchungen an *Actinosphaerium* sowohl das Eintreten des Kernzerfalls, wie auch die Existenz körniger Bestandteile, welche den Chromidien von R. Hertwig entsprechen, bestreitet.

Infusorien erweitert hat. Das ist aus dem Grunde auch wichtig, da es eben das Material ist, an welchem seinerzeit E. MAUPAS experimentierte. Die Untersuchungen von POPOFF (77) ergaben, daß in den Depressionszuständen bei *Stylonychia mytilus* die Tiere eine Herabsetzung ihrer Beweglichkeit und Störungen in der Nahrungsaufnahme und Verdauung aufweisen. Der Kernapparat zeigte auch hier eine sehr starke Vergrößerung, und zwar nicht nur der Mikro-, sondern auch der Makronucleus. Wir ersehen daraus, daß HERTWIGS Angaben auch an diesem Material bestätigt wurden. POPOFF glaubt, daß bei der Depression die Oxydationsvorgänge in der Zelle herabgesetzt werden. Neuerlich hat M. POPOFF (77) in seinen schönen Versuchen nachgewiesen, daß das Depressionsstadium künstlich durch Einwirkung von Kohlensäure und Ammoniak hervorgerufen werden kann. Es zeigte sich dabei (Fig. 21), daß der Makronucleus durchgehends eine Vergrößerung erfährt, daß die Mikronukleolen auffallend rege Vermehrungen aufweisen, die oft zur Vervierfachung der Mikronucleuszahl führen. Diesen Veränderungen im Kernapparat gesellen sich noch die Erscheinung der Sistierung der Tätigkeit des Protoplasmas, das Aufhören der Nahrungsaufnahme und eine ungenügende Assimilierung der im Körper vorhandenen Nahrung hinzu.

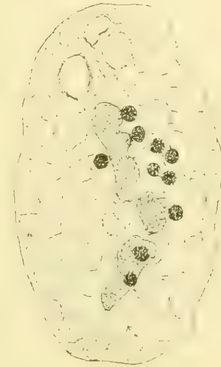


Fig. 21. Künstlich hervorgerufener Depressionszustand durch Einwirkung von CO_2-haltigem Wasser auf *Stylonychia*. Die Vergrößerung des Kernapparates, 9 Mikronuclei. Nach M. POPOFF (77).

Die Wichtigkeit dieser künstlichen Hervorrufung des Depressionszustandes werden wir noch in späteren Erörterungen näher kennen lernen.

L. WOODRUFF (98, 99) hat in seinen gründlich und schön angelegten Studien über Infusorien (*Oxytricha*, *Pleurotrycha* und *Gastrostyla*) den Verlauf der Kultur in mehreren Generationen dahin untersucht, ob er eine gleichmäßige Kontinuität aufweist, oder ob sich gewisse Veränderungen in dem Verlauf der vegetativen Reproduktion nachweisen lassen und in welcher Beziehung sie zu den äußeren Bedingungen stehen. Es hat sich wirklich herausgestellt, daß die Vitalität der Infusorien, die sich besonders im Tempo der aufeinanderfolgenden Teilungen äußert, einen zyklischen Charakter aufweist; es werden dabei nicht Degenerations-, sondern Depressionsperioden konstatiert, welche wahrscheinlich mit gewissen nicht näher bekannten Veränderungen im cellulären Metabolismus zusammenhängen. Die saisonalen und Temperaturveränderungen beeinflussen den Typus des Vitalitätszyklus nicht, obschon das Tempo der Teilungen doch gewissermaßen von der Temperatur bedingt erscheint. Die Zahl der Generationen in einzelnen Zyklen ist nicht konstant, und der Depressionszustand manifestiert sich durch gewisse morphologische Veränderungen (Vakuolisation des Cytoplasmas, Fragmentation der Makronuclei, Zunahme der Anzahl der Mikronuclei und Reduktion des Ciliarapparates). WOODRUFF (98) hat auch den Einfluß gewisser

Salze (wie KH_2PO_4, K_2HPO_4, KCl, KBr, K_2SO_4 usw.) auf den Vermehrungszyklus geprüft und oftmals dadurch auch die Depression beseitigt.

Etwas von den bisher beschriebenen abweichende Resultate ergaben die Untersuchungen von Gregory (34). Er stellte zwar ebenfalls rhythmische Schwankungen der Vitalitätskurve auch bei dem Infusorium *Tillina magna* fest, wies aber nach, daß die Teilungen zu der Kernplasmarelation in keiner Beziehung stehen und daß ihr Verlauf von den Umgebungsbedingungen unabhängig ist. Durch Behandlung mit K_2HPO_4, Extrakten von Fleisch, Pankreatin usw. konnte das Vermehrungstempo nur ganz unwesentlich beschleunigt werden. Obschon die Forschungsresultate von Gregory (34) mit den R. Hertwigschen Versuchsergebnissen nicht im Einklang stehen, so geht es doch nicht an, die erwähnten Resultate von Hertwig und seiner Schule als nicht richtig zu bezeichnen. Das Material, an welchem Gregory (34) gearbeitet hat, zeichnet sich durch ganz andere Fortpflanzungseigentümlichkeiten aus, insbesondere ist hier hervorzuheben, daß bei *Tillina* der Encystierungsprozeß jedem Vermehrungsakt vorausgeht. Die Encystierungserscheinung bildet einen so tief in die Natur der lebenden Substanz eingreifenden Prozeß, daß die an diesem Material gewonnenen Resultate schwerlich mit dem Verhalten anderer Infusorien, bei denen die Encystierung vor der Teilung nicht obligatorisch ist, sich direkt vergleichen lassen.

Die Depressionserscheinungen wurden nicht ausschließlich an Infusorien beobachtet. So hat vor kurzem R. Erdmann (30) auf Grund ihrer Beobachtungen an *Amoeba diploidea* festgestellt, daß auch bei diesem Rhizopoden nach lange dauernder vegetativer Züchtung die Depression zum Vorschein kommt. Die Verfasserin faßt ihre diesbezüglichen Resultate folgendermaßen zusammen: „Die 1 Jahr lang asexuell aufgezogenen Amöben verloren die Fähigkeit zur Kopulation unter den sonst dazu führenden Bedingungen. Sie bildeten Ruheformen, die meistens Chromatinarmut zeigten im Verhältnis zur Zellgröße. Irgendwelche die Geschlechtlichkeit ersetzenden Vorgänge wurden nicht beobachtet. Die lokomotorische Funktion der Zelle schien verringert. Die Lebensdauer einer Kulturfolge war der normalen gleich."

Die von Popoff (77) festgestellte Tatsache, daß man die Depressionserscheinungen auch künstlich hervorrufen kann, weist sehr deutlich darauf hin, daß diese Veränderungen in sehr hohem Grade von dem Einfluß der äußeren Bedingungen des Lebens abhängig sind. Dasselbe geht auch aus der Arbeit von Dobell (19) hervor, nach welchem die physiologische Degeneration von *Opalina ranarum* in den Fröschen auftritt, die längere Zeit gehungert haben, also auch von äußeren Faktoren hervorgerufen wird. Diese Auffassung wird auch durch die Resultate der neueren Literatur bestätigt. Es unterliegt absolut keinem Zweifel, daß die Degenerations- resp. Depressionserscheinungen in länger geführten Kulturen auftreten. Es ist jedoch bisher nicht in unzweideutiger Weise nachgewiesen worden, ob diese Erscheinungen in der Tat als Ermüdungsausdruck einer längere Zeit lebenden Substanz aufzufassen sind, oder aber ob sie sich nicht doch auf den Einfluß gewisser äußerer Faktoren zurückführen lassen. Für die letztere Vermutung sprechen diejenigen Literaturangaben, in denen die Autoren sogar bei lange dauernden Kulturen keine Depressions-

und keine Degenerationserscheinungen beobachteten. Es drängt sich nämlich in Anbetracht dessen die Vermutung auf, daß die Kulturen, welche einer Degeneration anheimfallen, vielleicht unter den nicht besonders günstigen Lebensbedingungen gelitten haben; diese schädlichen Faktoren sind vielleicht zu schwach, um sofort eine Reaktion herbeizuführen. Da jedoch bekanntlich der lebenden Materie die Eigentümlichkeit einer Kumulation der Reize zukommt, so können sich die Reize äußern, sobald sie eine gewisse Höhe erreicht haben, und zwar in unserem Falle in Form von Degeneration. In der Tat fehlt es in der Literatur nicht an solchen Beobachtungen.

Joukowsky (46), welcher die Vermehrungsbedingungen und den Eintritt der Konjugationsperiode bei Infusorien (*Pleurotricha lanceolata*, *Paramaecium caudatum* und *Paramaecium putrinum*) untersuchte, hat in seinen 8 Monate lang geführten Kulturen 458 Generationen gezüchtet; er konnte keine Depressionszustände feststellen, obschon die Kultur sich auf eine so große Anzahl von Generationen erstreckte. Bei *Paramaecium* bemerkte er nur den Schwund der Pseudopodien, konnte jedoch keinen Depressionszustand an dem Kern feststellen.

P. Enriques (28) führte seine Kulturen ebenfalls sehr lange, und es pflanzten sich die von ihm gezüchteten Tiere nur vegetativ, z. B. *Glaucoma scintillans* bis zu 683 Generationen fort, ohne daß Kopulation und senile Degeneration während dieser ganzen Züchtung eingetreten wäre. Zu demselben Schluß kommt er auch auf Grund der durch 100 Generationen fortgesetzten Züchtung von *Stylonychia pustulata* und langen Kultivierens von *Vorticella nebulifera*. Der Verfasser ist überzeugt, daß die von anderen Autoren beobachteten Erscheinungen der senilen Degeneration sich auf schädliche Einflüsse von Bakterien in der Kultur zurückführen lassen.

Von besonderer Wichtigkeit scheinen mir auch die Resultate der neuesten Arbeiten von Woodruff (100, 101) zu sein, welche ebenfalls an Infusorien (*Paramaecium aurelia* und *caudatum*) ausgeführt wurden. Wie oben erwähnt, gehörte Woodruff in seinen früheren Arbeiten zu denjenigen Autoren, welche das zyklische Auftreten der Depressionsperioden anerkennen. Im Laufe seiner weiteren Forschungen hat sich der genannte Verfasser überzeugt, daß das Tempo der vegetativen Fortpflanzung einerseits und die Häufigkeit der von Zeit zu Zeit beobachteten Depressionszustände sehr von der Quantität des Kulturmediums abhängt. Diese Tatsache läßt sich dadurch erklären, daß die Tiere gewisse, für die Kultur schädliche resp. toxische Substanzen ausscheiden, welche sich in der geringen Menge von Kulturflüssigkeit sehr rasch stark kondensieren und jede weitere Fortpflanzung unmöglich machen. In seiner letzten Publikation (101) berichtet Woodruff, daß es ihm gelungen ist, bei regelmäßigem Wechsel der Umgebungsflüssigkeit die Kultur $3^1/_2$ Jahr kontinuierlich ohne Depressionsstadien zu züchten. Er erhielt in dieser Zeit 2121 Generationen, und durch die ganze Zeit teilten sich die Tiere regelmäßig 3mal in 24 Stunden. Der Autor kommt auf Grund der oben angegebenen Resultate zu dem Schluß, daß bei günstigen Kulturbedingungen die Infusorien wie *Paramaecium aurelia* sich unbegrenzt lange kultivieren lassen, daß ihre Fortpflanzungsfähigkeit nicht herabsinkt und daß die vegetative Fortpflanzung dieser Tiere ohne künstliche Anregung vor sich gehen kann.

Wenn wir uns nun die Frage stellen, ob durch diese Versuche die Schlußfolgerungen von Maupas, Calkins, Popoff, R. Hertwig

u. a. erschüttert sind, so glaube ich doch zu der Behauptung berechtigt zu sein, daß sich die Versuchsresultate der beiden Forschergruppen doch vereinigen lassen und daß sie sogar einander ergänzen. Man hat nämlich früher beobachtet, daß in der Kultur in der Aufeinanderfolge der Generationen die physiologische Depression resp. Degeneration auftritt; aber jeder physiologischen Erscheinung liegen doch gewisse kausale Faktoren zugrunde. Die nach meiner Beurteilung bedeutsame Arbeit von Popoff (77) hat doch ergeben, daß man durch künstliche Faktoren diese Depressionzustände herbeiführen kann. Was durch die Versuche von Popoff künstlich veranlaßt wurde, kann auch unter dem Einfluß normaler Stoffwechselprodukte auftreten (Woodruff) resp. durch die von Bakterien erzeugten Stoffwechselprodukte (Enriques) veranlaßt werden. Durch diese Arbeiten erscheint also nur die Analyse dieser biologischen Erscheinung weiter gefördert. Außerdem werfen diese neuen Versuchsresultate noch Licht auf das Problem der vegetativen Zeugungsform, die danach in diesen künstlich gebesserten äußeren Bedingungen unbegrenzt lange verlaufen kann, und auf die Erscheinung des „natürlichen“ Todes. Der Tod ist eigentlich stets „natürlich“, denn der Tod als Aufhören der Lebensprozesse muß doch immer als natürliche durch den Mangel an erforderlichen Lebensbedingungen bewirkte Reaktion aufgefaßt werden. Gewöhnlich versteht man jedoch darunter ein Aufhören der Lebensfunktionen ohne nachweisbare äußere Faktoren als spezifische Eigentümlichkeit eines jeden Lebewesens. Faßt man derartig den Begriff des natürlichen Todes auf, so muß man bei Berücksichtigung der neuesten Resultate von Enriques und Woodruff folgende Alternative stellen:

1) Man kann die Meinung vertreten, daß der natürliche Tod bei manchen Protozoengruppen nicht existiert, selbstverständlich, wenn es sich nur um ununterbrochene Kontinuität der lebenden Substanz von einer Generation zu der anderen handle. Dabei ist jedoch zu beachten, daß man hier von Unsterblichkeit der lebenden Substanz, nicht der lebenden Individuen spricht. Die Protozoenindividuen müßten natürlich in einzelnen Generationen ebenso, wie alle anderen Tierorganismen, als Wesen von begrenzter Dauerhaftigkeit betrachtet werden.

2) Für die oben besprochenen Versuchsresultate wäre noch eine andere Deutung vielleicht möglich, und zwar, daß durch stets gewechseltes Medium resp. durch Zuführung von reichlichen Mengen der die Tiere umgebenden Flüssigkeit eine Renovierung resp. Verjüngung der lebenden Materie stattfindet. Aber der Mechanismus dieses Vorganges müßte doch dadurch zustande kommen, daß hier die „Ausspülung“ der Substanz sich vollzöge, und da kommen wir mit dieser Interpretation wieder auf das früher Angegebene zurück, daß nämlich die Lebensprozesse die Produktion gewisser toxischen Substanzen zur Folge haben und daß ein Wechsel der Kulturflüssigkeit nur zur Beseitigung der schädlichen Stoffwechselprodukte diene.

Diese Interpretation scheint mir auch wahrscheinlicher zu sein. Danach hängt also die Dauerhaftigkeit des Lebens sowohl von der Beschaffenheit der lebenden Materie als auch von der Einwirkung der Außenwelt auf dieselbe ab. Bestimmten Arten der lebendigen Materie sind verschiedene Lebenscyklen eigentümlich. In bestimmten

Stadien des Lebenscyklus kann durch die Außenwelt sein Verlauf gewissermaßen geändert werden.

In unseren bisherigen Betrachtungen befaßten wir uns mit denjenigen Teilungserscheinungen, bei welchen der mütterliche Organismus halbiert resp. in zwei Tochterzellen geteilt wird. Außer dieser Teilungsform, welche auch als Hemitomie bezeichnet wird, findet man bei den Protozoen die sogenannte mehrfache Teilung, Polytomie, welche in der Teilung eines Protistenorganismus in mehrere Derivate besteht. Diese Teilungsart tritt besonders oft bei Sporenbildung auf.

3. Zeugung durch Teilung bei Metazoen.

a) Morphologische Skizze des Verlaufes der Zeugung durch Teilung.

Die Zeugung durch Teilung bei vielzelligen Tieren ist häufiger bei niederen als bei höheren Organismen, obschon sie auch dort in gewissen Entwicklungsphasen auftritt.

In morphologischer Hinsicht ist diese Zeugungsart sehr gründlich in neuester Zeit im Handbuch von Korschelt und Heider charakterisiert, wo dieser Fortpflanzungstypus bei allen Tierklassen genau geschildert ist. Hier können wir uns also auf einige Beispiele beschränken.

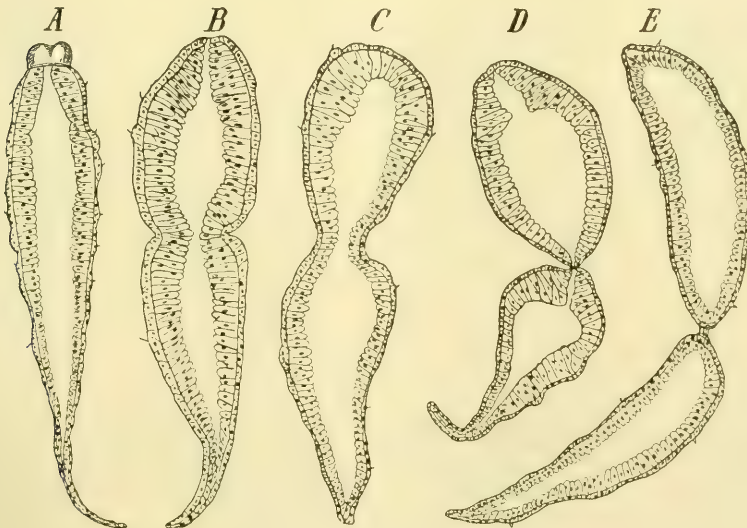


Fig. 22. *Protohydra Leuckarti* (A) in einigen aufeinander folgenden Stadien der Querteilung (B—E), in etwas schematischer Darstellung. (Nach Aders 1903 aus Korschelt und Heider 1910.)

Die Teilung kann als Quer- und Längsteilung auftreten. Der einfachsten Form der Querteilung begegnen wir bei Cölenteraten, besonders bei Hydrozoen. Fig. 22 stellt die aufeinander folgenden Stadien der Fortpflanzung durch Teilung bei *Protohydra Leuckarti* dar. Der Prozeß verläuft so einfach, daß eine nähere Beschreibung überflüssig erscheint. Der Prozeß, welcher als Strobilation bei den Scyphomedusen beschrieben wird, läßt sich ebenfalls auf Teilungserscheinungen zurückführen.

Fig. 23 zeigt polydiske Strobila von *Aurelia aurita*. Das Aussehen dieses Organismus beweist, daß der Teilungsvorgang hier sehr rasch fortschreitet: bevor die oberen Teilstücke sich losgelöst haben, kommt die Teilung in der unteren Partie zum Vorschein. Im Gegensatz zu dem, was wir bei *Protohydra* kennen gelernt haben, verläuft hier also der Teilungsprozeß gleichzeitig an mehreren Stellen des Organismus.

Einen etwas anderen Typus der Teilung finden wir bei gewissen Würmern. Wir schildern hier diesen Prozeß nach den Untersuchungen von v. Graff (33 b) und v. Wagner (93, 94) an der Turbellarie *Microstomum*. Die Teilung verläuft hier in zwei aufeinander folgenden Phasen. Die erste Phase besteht nämlich in der Bildung der sogenannten „Zooide" d. h. Isolierung eines Wurmstückes, welches sich durch ein Septum von dem übrigen Organismus abgrenzt. Die zweite Phase dagegen äußert sich in der Ausgestaltung des „Zooids". Aus der Teilung der Zooide erster Ordnung entstehen Zooide zweiter Ordnung, die wieder zu einer neuen Teilung fähig sind. Auf diese Weise können verhältnismäßig lange Kettenverbände entstehen.

Fig. 24 stellt eine Kette von 16 Zooiden dar, welche eben im Begriffe sind, ihre inneren Organe auszubilden. Dieser Prozeß der Organausgestaltung ist selbstver-

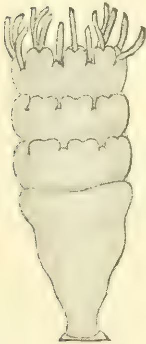


Fig. 23.

Fig. 23. *Aurelia aurita*, in Strobilation begriffen. Aus Korschelt und Heider.

Fig. 24. Die vegetative Fortpflanzung bei der Turbellarie *Microstomum lineare*. Das in Teilung begriffene Tier besteht aus 16 Zooiden. Schwarze an der oberen Seite der primären Zooide sichtbare Fleckchen stellen die Augen dar; die Mundöffnungen sind rechts an primären, sekundären und tertiären Zooiden als Einstülpungen sichtbar. Nach v. Graff (33 b).

Fig. 25. Längsteilung von *Paranemonia Contarini*. A und B Beginn der Teilung von der Fußscheibe her, C und D weiter vorgeschrittene Stadien, von der Seite gesehen, E Dreiteilung, von der Fußscheibe gesehen. Nach Carlgren 1903 aus Korschelt und Heider 1910.

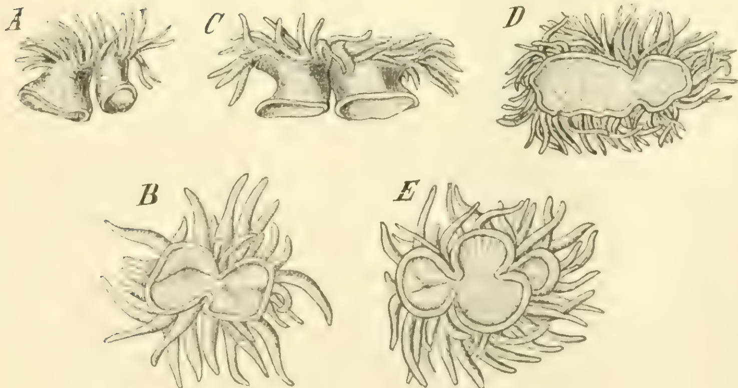


Fig. 25.

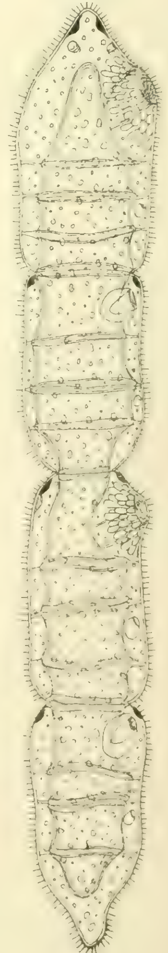


Fig. 24.

ständlich in den Zooiden erster Ordnung weiter fortgeschritten, als in denjenigen der zweiten, in diesen wieder weiter, als in den Zooiden dritter Ordnung. Auf die Morphologie der Ausbildung der inneren Organe werde ich nicht eingehen (vgl. in dieser Hinsicht v. WAGNERs Beitrag zu GRAFFs Monographie).

Die Fortpflanzung bei Metazoen kann auch durch Längsspaltung des Organismus stattfinden. Fig. 25 illustriert den Verlauf dieses Prozesses bei der Actinie *Paranemonia Contarini*. Aus der Abbildung ist auch ersichtlich, daß die Längsspaltung nicht immer zwei ganz gleichgroße Individuen ergibt.

Nach diesen kurzen morphologischen Bemerkungen können wir jetzt die Natur dieser Erscheinung vom physiologischen Standpunkte kennen lernen.

Die Betrachtung der Physiologie dieser Fortpflanzungsart muß darin bestehen, daß wir die Erscheinungen, aus denen der Akt der Vermehrung zusammengesetzt ist, resp. die Erscheinungen, welche dieser Zeugungsform zugrunde liegen, näher analysieren. Zu diesen Erscheinungen müssen gerechnet werden 1) das Wachstum, 2) die Verjüngung, 3) die Bildungspotenz der Elemente, welche an dem Zeugungsprozeß teilnehmen, 4) die inneren Eigenschaften der lebenden Materie in bezug auf die Fortpflanzungsfähigkeit.

b) Wachstumsprozesse bei Zeugung durch Teilung.

Das Wachstum kann entweder der Teilung vorangehen und demnach den elterlichen Organismus betreffen, oder es kann, wenn sich die Teilung sehr langsam vollzieht, die Teilung begleiten, oder endlich erst nach vollzogener Teilung eintreten und demnach sich auf die Tochterorganismen beziehen. Wenn wir vom Wachstum sprechen, so ist hier hauptsächlich derjenige Wachstumstypus gedacht, welcher in der ROUXschen Analyse als aktives Wachstum bezeichnet wird. Sehr wichtig ist die Art und Weise des Wachstumsverlaufes bei der vegetativen Fortpflanzung, und zwar deshalb, weil wir darin das Kriterium für die Definition der Fortpflanzung durch Teilung und Knospung finden können. Am genauesten ist diese Analyse von v. WAGNER (93) auf Grund seiner Untersuchungen über vegetative Fortplanzung der Turbellarie *Microstomum* durchgeführt. Die Morphologie dieses Vermehrungsprozesses habe ich bereits oben skizziert. Nun hat man die vegetative Fortpflanzungsform bei den Würmern längere Zeit hindurch als Knospungsprozeß bezeichnet. Zu dieser Annahme haben verschiedene Beobachtungen Anlaß gegeben. So erblickte man z. B. in den bei *Microstomum* geschilderten (Fig. 24) Kettenverbänden, welche bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung so oft vorkommen, den Beweis, daß man es hier mit einer Knospung, und zwar der sogenannten Terminal- oder Endknospenbildung zu tun hat. Von HALLER [1]) wurde weiter festgestellt, daß die Anlage des Septums, durch welches das Stammindividuum geteilt wird, sich nicht in der Mitte des Körpers ansetzt, sondern gewöhnlich in dem hinteren Körperabschnitte entsteht. Infolgedessen legte man bei der Analyse dieser Zeugungsform besonderen Nachdruck nicht auf den Teilungsvorgang, sondern vielmehr auf den Wachtumsprozeß. Es liegt nämlich im Wesen der Knospungserscheinung, daß ihr stets die Wachs-

1) Zitiert nach v. WAGNER (93).

tumsvorgänge, und zwar in einer ganz genau bestimmten Richtung und mit knapp beschränkter Lokalisation, vorangehen. Diese Knospungshypothese erscheint jedoch in neuerer Zeit im Lichte genauer analytischer Forschungen von F. v. Wagner hinfällig. Auf Grund seiner Untersuchungen über die Wachstumsvorgänge von *Microstomum* konnte sich Wagner überzeugen, daß „das Wachstum des in Teilung begriffenen *Microstomum* ein zwar auf die Längsachse beschränktes, sonst aber allgemeines und gleichmäßiges ist“; und damit ist der Knospungshypothese jede Grundlage entzogen. Auch das Verhalten der Zooide bei den Wachstumsvorgängen charakterisiert diese Zeugungsform nicht als Knospung, sondern als Teilung. Eine eingehende Besprechung dieses Problems findet sich in den Arbeiten von v. Wagner (93, 94).

c) Verjüngung bei Zeugung durch Teilung.

Die Fortpflanzung durch Teilung steht weiter mit der Erscheinung der Verjüngung der Gewebe im innigen Zusammenhang. Jeder weiß, daß die ganz jungen embryonalen Elemente anders aussehen, als die älteren Zellen. Worin aber das Wesen dieses Verhaltens besteht, das ist eine viel umstrittene Frage. In morphologischer Hinsicht zeichnen sich die älteren Gewebe des Metazoenorganismus gewöhnlich durch weiter fortgeschrittenen Grad der morphologischen Differenzierung aus; es unterliegt aber keinem Zweifel, daß tiefgreifende Unterschiede auch in den physiologischen Eigenschaften der jüngeren und der älteren Gewebe bestehen. Dieses Problem wurde mehrmals bereits in der Literatur behandelt. Minot (67) vertritt die Ansicht, daß das Altern im innigsten Zusammenhang mit den Vorgängen der sogenannten Cytomorphose steht. Er unterscheidet darin mehrere Stadien, und zwar das undifferenzierte Stadium, die Phase der fortschreitenden Differenzierung, die Vorgänge der Degeneration und Todeserscheinungen. Das Wesen des Alterns jedoch soll nach Minot (67) im bedeutsamen Zuwachs vom Protoplasma in den im Altern begriffenen Zellelementen bestehen. Infolgedessen ist das quantitative Verhältnis zwischen dem Protoplasma und dem Kern alteriert. Im Ei hat diese Alteration den Kulminationspunkt erreicht und wird während der Entwicklung ausgeglichen — eo ipso wird jetzt das junge Material produziert. Diese Auffassung basiert mehr auf morphologischen Prinzipien.

Etwas anders faßt den Prozeß des Alterns Montgomery (68) auf, welcher die Meinung vertritt, daß der Organismus durch die sich bei den Lebensprozessen bildenden Substanzen vergiftet wird. Das Altern tritt demnach als Folge eines unzureichenden Exkretionsprozesses auf.

Child (16) ist neuerlich auf Grund seiner Forschungen über vegetative Fortpflanzung zu der Ueberzeugung gekommen, daß die von Minot als Wesen des Alterns anerkannte Zunahme des Plasmavolumens in den Zellen eigentlich erst ein sekundärer Vorgang ist und nicht immer beim Altern des Organismus auftritt. Das Wesen dieser Erscheinung dagegen besteht darin, daß in den älteren Zellen der ganze Metabolismus gehemmt ist, was sich morphologisch durch Anhäufung struktureller Hindernisse für den Stoffwechsel determiniert, z. B. Abnahme der Permeabilität, Zunahme der Dichte, Anhäufung relativ

inaktiver Substanzen usw. Die Experimente von Child (16) wurden an Planarien ausgeführt. Als Reaktion, nach welcher sich der Grad des Alterns resp. der Verjüngung beurteilen läßt, gilt die Widerstandsfähigkeit der Elemente gegen Alkohol. Child hat festgestellt, daß die älteren Tiere eine bedeutend schwächere Resistenz gegen Alkohol aufweisen als die jungen. In bezug auf die vegetative Fortpflanzung hat diese Methode sehr wichtige Schlüsse ergeben. Es zeigte sich nämlich, daß die Individuen resp. Individuenstücke, welche in vegetativer Fortpflanzung begriffen sind, auch wenn sie von älteren Individuen herstammen, eine größere Resistenz gegen Alkohol besitzen, als Exemplare von gleichem Alter, welche sich nicht im Fortpflanzungszustande befinden. Daraus ergibt sich der Schluß, daß in diesen Geweben sich Verjüngungszustände abspielen. Diese Wiederverjüngung beruht physiologisch auf einer Zunahme des Metabolismus und kommt durch die Forträumung der für den Metabolismus bestehenden strukturellen Hindernisse zustande. Eine solche Verjüngung begleitet die Auslösung des Prozesses der vegetativen Fortpflanzung durch Teilung, was sich aus der Zunahme der Resistenz gegen Alkohol ergibt und sich durch diese Reaktion beinahe quantitativ bestimmen läßt.

d) Analyse der Bildungspotenz bei Zeugung durch Teilung.

Hand in Hand mit den Verjüngungsprozessen gehen auch gewöhnlich die Prozesse der Entdifferenzierung resp. die Vorgänge der Umdifferenzierung. Die Differenzierungsprozesse in einem morphogenetischen System sind in hohem Grade von den Bildungspotenzen der Systemkomponente, d. h. der Zellen abhängig. Die beste Analyse in dieser Hinsicht wurde von Driesch (22) durchgeführt und sie ist von prinzipieller Bedeutung, da sie auch eine Klassifikation der Systeme gestattet, so daß man sich auf diese Weise in den Bildungsprozessen bei der Fortpflanzung orientieren kann. In den grundlegenden Arbeiten von W. Roux (85) wurde schon früher darauf hingewiesen, daß in morphogenetischen Entwicklungsvorgängen die Frage nach der Oertlichkeit der Ursachen des gestaltenden Geschehens vor allen anderen entschieden werden muß (vgl. auch Rouxs (85a) Abhandlung in „Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik“, Heft 1, p. 63). Die Bildungspotenz einzelner Systeme läßt sich nach Driesch aus der Beobachtung des Entwicklungsprozesses erschließen. Das, „was wirklich im Laufe einer gegebenen Ontogenese aus einer Zelle wird“, bestimmt in der Terminologie von Driesch deren *prospektive Bedeutung*. Dieser Terminus bezeichnet also das wirkliche Schicksal einer embryonalen Zelle oder eines embryonalen Zellkomplexes. Aus entwicklungsmechanischen Untersuchungen hat sich jedoch ergeben, daß das, was in gewöhnlichem Ablauf der Ontogenese aus einem Komplex von Elementen werden *kann*, der aktuellen Leistung desselben nicht immer entspricht. *Potentiell* kann oft das gegebene System mehr leisten, als es wirklich bei der Ontogenese zur Entfaltung bringt. Bei der vegetativen Vermehrung tritt dieses Prinzip oft mit ganz besonderer Klarheit hervor. Wird z. B. der Organismus in mehrere Stücke zerteilt, so sieht man oft, daß sich bei dem bald darauf auftretenden Gestaltungsgeschehen die Potenz des Zellkomplexes bedeutend größer erweist, als es der prospektiven Bedeutung desselben entspricht. Die Gesamtheit dessen, was aus einem gegebenen Zellkomplex werden

„kann“, bestimmt nach Driesch die prospektive Potenz desselben. Prospektive Potenz bezeichnet also nicht das aktuelle, sondern das mögliche Schicksal eines Zellsystems und umfaßt das typische und das atypische Geschehen, mag es eine aktive oder eine passive Leistung des betreffenden Keimbezirks sein.

Die prospektive Potenz kann in verschiedenen Bezirken eines größeren Systems entweder gleich oder verschieden sein. Zeichnen sich die gesamten Zellelemente eines betrachteten Organismusleibes durch dieselbe prospektive Potenz aus, so nennt Driesch einen solchen Bezirk, ein solches Zellenkonglomerat „äquipotentielles System“. Sind die den einzelnen Zellen des betrachteten Systems inhärenten prospektiven Potenzen verschieden, so bezeichnet Driesch ein solches System als ein „inäquipotentielles“.

Aus den ganz verschiedenen Leistungen, welche von den oben genannten Systemen, während der Gestaltungsvorgänge ausgeübt werden, kann man schließen, daß die Potenzen, welche den einzelnen Teilen des in Bildung begriffenen Organismusteiles innewohnen, sehr mannigfaltig sein können. Driesch hat sie in einige Klassen geteilt. Dem normalen typischen Ablauf der Ontogenese dienende Potenzen werden von Driesch als primäre Potenzen bezeichnet. Für die normale ontogenetische Zeugung, die uns hier beschäftigt, ist eben diese Potenzenkatogorie die wichtigste. Bei der vegetativen Fortpflanzung jedoch, welche sehr oft durch äußere Faktoren ausgelöst wird, kommen auch die sekundären Potenzen in Betracht, da sie eben bei dem restitutiven Bildungstypus vorkommen. Von sekundären Potenzen wird gesprochen, „sobald eine Störung der Organisation berichtigt wird durch Prozesse, welche dem Bereiche des Normalen fremd sind; und derartige abnorme Prozesse geschehen auf Grund der Aktivierung von Potenzen, welche in der eigentlichen Ontogenie latent bleiben“ (Driesch 27 p. 111). Nun ist eben bei der vegetativen Vermehrung oft schwer zu unterscheiden, durch welche kausalen Momente der Fortpflanzungsakt zustande gebracht ist (vgl. unten die Bemerkungen über Polyembryonie), und deshalb ist nicht immer die Unterscheidung durchführbar, ob der Organismus nur mit primären oder auch mit sekundären Potenzen arbeitet. Die Potenz, welche ein System zu entfalten vermag, kann sich durch eine bestimmte unmittelbare Leistung äußern. Wenn sich z. B. ein Organismus geteilt hat und die Elemente, welche in der Teilungsebene liegen, eine Schicht von jungen neuen Zellelementen proliferieren, so ist dieser Proliferationsakt als Folge der unmittelbaren Leistung der an der Teilungsebene liegenden Zellen zu betrachten, und eine solche Leistung, welche von einem gegebenen äquipotentiellen System unmittelbar ausgeführt wird, ist nach Drieschs Bezeichnung ein Effekt der Aktivierung der expliciten Potenzen. Diese neu proliferierten Elemente werden sich aber weiter vermehren, werden verschiedenartige Differenzierung erfahren, und erst aus der Gesamtheit dieser Geschehnisse wird ein neuer Organismus resultieren. Und eben diese Gesamtheit der morphogenen Vorgänge, welche der Keim in seiner ganzen Entwicklung leistet, ist auf die sogenannte implicite Potenz der Bildungszone zurückzuführen. Explicit wird also von Driesch „die prospektive Potenz genannt in Hinsicht auf das, was unmittelbar aus

diesem Embryonalteil, wie er da ist, werden kann, implicit in bezug auf das, was überhaupt einmal aus ihm und aus seinen kraft der expliciten Potenz entstandenen näheren und ferneren Derivaten zu werden vermag". Die von uns charakterisierten expliciten Potenzen sind gewöhnlich also zu ganz einfachen Leistungen befähigt, z. B. zur Teilung einer Zelle in zwei Tochterelemente, anders verhält sich die Sache mit den impliciten Potenzen, welche oft eine recht komplizierte Abfolge von Geschehnissen, einen Komplex von mannigfaltigsten morphogenetischen Vorgängen entfalten werden (Zellteilungen, Zellverschiebungen, Invaginationen, Ausstülpungen usw.). Dieser Komplex von Prozessen ist als Folge der Aktivierung der impliciten Potenz zu betrachten. Potenzen, welche eine so komplizierte Abfolge von morphogenetischen Vorgängen leisten können, nennt Driesch im Gegensatz zu den einfachen Potenzen: komplex.

Ein äquipotentielles System, welches mit solchen komplexen Potenzen ausgerüstet ist, bezeichnet Driesch als äquipotentielles System mit komplexen Potenzen.

Wenn man die morphogenetischen Prozesse überblickt, welche bei der Vermehrung der Organismen durch Teilung stattfinden, so lassen sich hier zwei Haupttypen inbezug auf die potentiellen Eigenschaften unterscheiden. Im ersten Typus sehen wir, daß nach vollzogener Teilung der elterlichen Organisation die Ergänzung der durch Teilung dekompletierten Struktur erfolgt, und zwar dadurch, daß die an der Teilungsebene liegenden Zellen zuerst das undifferenzierte neue Material proliferieren und dieses Bildungsmaterial sodann verschiedene, oft recht komplizierte Transformationen und Differenzierungen durchmachen muß, um die Totalität der neuen Organisation hervorzubringen.

Schneidet man einen Wurm z. B. Lumbricus in mehrere Stücke durch, so wird durch diesen mechanischen Eingriff der Vermehrungsakt eingeleitet, denn dadurch wird die prospektive Potenz der Elemente aktiviert. An jeder Schnittfläche wird infolgedessen die Ergänzung der Organisation entstehen. Wir haben es hier also mit komplexen äquipotentiellen Systemen zu tun.

Der zweite Typus läßt sich an einem Beispiel der künstlich hervorgerufenen Vermehrung an der Tunicate *Clavellina* illustrieren. Zu dieser Prüfung der Potenz bedient man sich ebenfalls eines operativen Eingriffes, denn in diesem Fall wird am besten die prospektive Potenz aktiviert. Das Tier von so komplizierter Struktur wie die Ascidie *Clavellina* (Fig. 40) vermag aus einem Teil des Kiemenkorbes oder Eingeweidesackes durch Sprossung die ganze Organisation zu ergänzen. Das ist aber noch nicht alles, und diese Art der Restitution gehört nicht zu dem jetzt in Rede stehenden Typus. Driesch (24) hat nämlich festgestellt, daß, wenn das Tier in zwei oder mehrere Abschnitte zerteilt wird, jeder von diesen Teilen ein ganzes Individuum ohne Sprossung zu ergeben vermag. In diesem Fall wird zuerst die Organisation dieses Abschnittes rückgebildet, bis er eine weiße Kugel darstellt, welche nur aus zwei den Keimblättern entsprechenden Epithelien, mit Mesenchym dazwischen, besteht und sich dann nach einer gewissen, vielleicht nur scheinbaren Ruheperiode zu einer neuen Organisation umbildet. Diese neue Organisation entspricht jedoch nicht dem Abschnitte des Tieres, sondern der Totalität desselben, sie stellt eine vollständige Ascidie dar. Diese Tatsache, daß sich ein beliebiger Teil in ein Ganzes umwandeln kann, ist

für die Analyse der Bildungspotenz der Elemente von prinzipieller Bedeutung. Diese Tatsache kann als Beweis dafür gelten, daß jedem Element die Potenz inhäriert, einen beliebigen Teil der allgemeinen Organisation zu bilden, und daß diese Elemente so arbeiten, daß aus ihrer gemeinsamen Leistung ein harmonisch organisiertes Ganze hervorgeht. Wir haben es hier demnach mit einem harmonischen äquipotentiellen System zu tun.

Wir haben im Vorhergehenden nur die wichtigsten Typen der Potenzen analysiert und sind zu dem Ergebnis gelangt, daß die Bildungskraft des Organismus sich entweder dadurch äußert, daß eine gewisse Gruppe von Zellelementen seine Potenz aktiviert, und daß bei ihrer Aktivierung neue Elemente proliferiert werden, welche zur Ergänzung der morphologischen Einheit beitragen, oder daß alle Zellen, aus denen der formativ tätige Abschnitt besteht, sich in gewisser Weise zu differenzieren vermögen und aus ihrer Leistung die neue Organisation hervorgeht[1]).

e) Abhängigkeit der Bildungspotenz von den inneren Bedingungen der lebendigen Materie und von der äußeren Umgebung.

Die Bildungspotenz, die wir oben analysiert haben, ist, wie schon aus dem Vorhergehenden eigentlich zu erwarten war, bei verschiedenen Organismen sehr verschieden, und auch in einem und demselben Organismus muß sie wie jede physiologische Eigenschaft nach dem Zustande des Organismus, also nach den inneren Bedingungen desselben, variieren. Vor allem ist sie oft von dem Alter des Individuums abhängig. Wir begegnen zwar allerdings tierischen Organismen, die ihr ganzes Leben hindurch diese Art der Bildungspotenz manifestieren können. Bei vielen Anthozoen, bei denen die Teilung (Lazeration) eine sehr häufige Vermehrungsform bildet, bei Medusen, sehr verschiedenen Würmern, dauert die vegetative Fortpflanzung das ganze Leben hindurch. Es gibt aber auch Tiere, die sich in gewissen Entwicklungsstadien ausschließlich vegetativ durch Teilung vermehren können, und dann bleibt diese Eigentümlichkeit nur fakultativ erhalten oder wird sogar vollkommen eingebüßt. Zu dieser ersten Gruppe gehört z. B. *Lumbricus*. Im embryonalen Leben kann sich der *Lumbricus trapezoides* auf dem Gastrulastadium, wie es Kleinenberg nachgewiesen hat, teilen (Fig. 26), so daß auf vegetativem Wege zwei Embryonen entstehen. Es ist bekannt, daß im späteren Leben bei dem *Lumbricus* die vegetative Fortpflanzung nur fakultativ erhalten bleibt, nämlich wenn das Tier z. B. mechanisch in mehrere Teile geteilt wird oder durch äußere Faktoren zur Autotomie, der die Ergänzung der Organisation nachfolgt, veranlaßt wird.

Bei Echinodermaten wurde die Fortpflanzung durch Teilung bei den Embryonen der Echiniden mehrmals beobachtet resp. veranlaßt. Es ist bekannt, daß durch Trennung der Blastomeren die Erzeugung von mehreren Embryonen aus einem Keim möglich ist [Driesch (23), Herbst (36) durch Behandlung der Keime mit kalkfreiem Seewasser]. Oft bleiben die Blastomeren noch ungetrennt, und jeder Teil ent-

1) Die Analyse der Bildungspotenz der Zellelemente hat zu bedeutsamen allgemeinen Schlüssen über den Begriff des Lebens berechtigten Anlaß gegeben. Darüber werden wir später berichten.

wickelt sich für sich, so daß zwei Zwillingsorganisationen entstehen. Diese Erscheinung der Zwillingsbildung tritt z. B. bei der Behandlung der Eier, welche soeben befruchtet worden sind, mit niederer Temperatur ein, wie neuerdings Frl. J. Bury in meinem Laboratorium nachgewiesen hat. Zu der Vermehrung durch vegetative Teilung sind bekanntlich die Echiniden in späteren Lebensphasen vollkommen unfähig.

Von Maurice und Schulgin (65) ist die Teilung der Larven der Ascidie *Amaroecium* beobachtet worden.

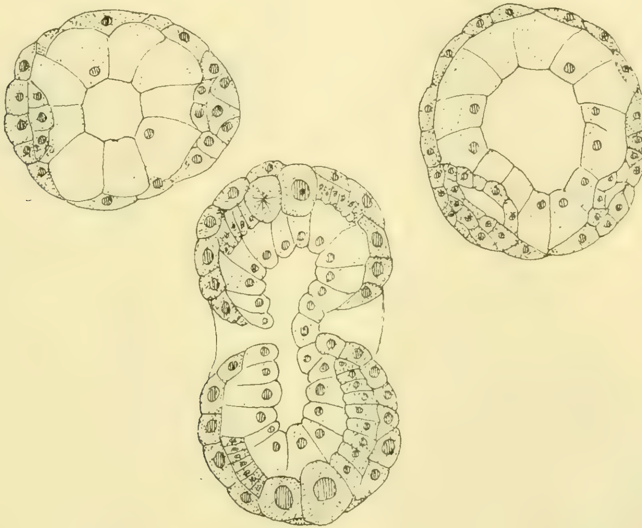


Fig. 26. Fortpflanzung durch Teilung des Keimes von *Lumbricus trapezoides* im Gastrulastadium. Nach Kleinenberg aus Korschelt und Heider.

Ein eklatantes Beispiel der vegetativen Vermehrung in der embryonalen Lebensperiode bildet die Erscheinung der Polyembryonie, welche von P. Marchal (61) sehr genau beschrieben wurde. Die Untersuchungen von P. Marchal wurden an parasitischen Hymenopteren durchgeführt, und zwar an *Encyrtus (Ageniaspis) fuscicollis* und *Polygnotus minutus.* Die ersterwähnte Art legt ihre Eier in das Ei des Schmetterlings *Hyponomeuta* ab. Diesen Prozeß illustriert Fig. 27. In dem sich entwickelnden Keime von *Hyponomeuta* beginnt jetzt sehr langsam die Entwicklung des Keimes von *Encyrtus.* Im nächsten Frühjahre wächst dieser parasitische Keim rasch. In einem solchen Keime läßt sich ein sogenannter Paranucleus (*na*) von den embryonalen Kernen (*e*) unterscheiden (Fig. 28). Alle Kerne liegen zuerst im einheitlichen plasmatischen Territorium (Fig. 28). Der Paranucleus liefert sodann unter Beteiligung seiner Plasmapartie eine Schutzmembran, ein Amnion (Fig. 28—30 *Am*), die embryonalen Kerne sammeln um sich Plasmabezirke, und aus diesen Gebilden entstehen durch vegetative Teilung dieser Territorien (Fig. 29 u. 30) Morulen, die sich weiter vegetativ vermehren, so daß in einem durch eine einheitliche Schutzmembran umgebenen Keimgebilde eine sehr große Anzahl von einzelnen Keimen entstehen. Diese Keime sind demnach



Fig. 27.

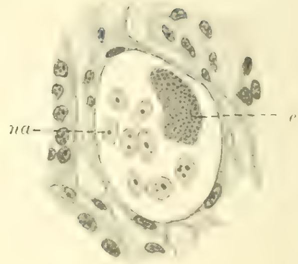


Fig. 28.

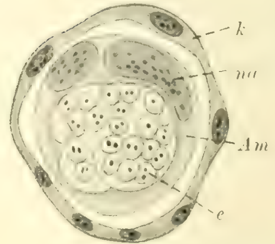


Fig. 29.

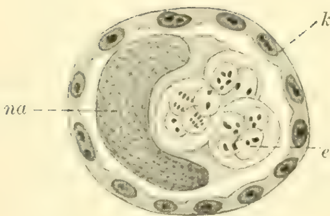


Fig. 30.

Fig. 27. *Encyrtus fuscicollis* im Momente des Ablegens der Eier in das Ei von *Hyponomeuta*. Nach Marchal (61).

Fig. 28. Der Keim von *Encyrtus fuscicollis* im embryonalen Gewebe von *Hyponomeuta*. *na* Paranucleus, *e* die embryonalen Kerne in einheitlicher Plasmamasse. Nach Marchal (61).

Fig. 29 und 30. Die Keime von *Encyrtus*, umgeben von einer adventiven Schale *k*. *Am* Amnion mit Paranukleen (*na*), innerlich der Keim mit embryonalen Kernen *e*, in vegetativer Teilung begriffen. Nach Marchal (61).

auf vegetativem Wege durch Teilung gebildet worden. Fig. 31 zeigt eben ein solches Gebilde. Dieser Prozeß ist von Marchal als Polyembryonie bezeichnet worden.

Dieselbe Erscheinung der Polyembryonie wurde von Marchal (61) auch bei *Polygnotus minutus* beschrieben und abgebildet.

Aber auch bei höheren Wirbeltieren kann im embryonalen Alter die Teilung der Keime stattfinden. Nach dem, was in neuerer Zeit über die Genese der monochoriellen Zwitter ermittelt wurde, scheint es am wahrscheinlichsten zu sein, daß die Entstehung dieser Kategorie von Mehrfachbildungen ebenfalls auf die vegetative Teilung des Keimes sich zurückführen läßt. Besonders wichtig scheinen hier die Befunde über die Gürteltiere zu sein, welche bekanntlich stets mehrere Junge gebären, welche alle in einem einheitlichen Chorion liegen und stets von gleichem Geschlecht sind. Näheres darüber werde ich in einem der späteren Kapitel berichten. Hier genügt die Bemerkung, daß darüber Kölliker (52a), Milne-Edwards (66), Ihering (42, 43), Rosner (83), Cuénot (18), neuerlich Fernandez (31) und letztens Newman und Patterson (71) gearbeitet haben. Mit Ausnahme von Rosner sind die genannten Autoren darin einig, daß die Mehrfach-

bildungen durch Teilung des einheitlichen Keimes entstehen. In diesem Fall würden wir also mit der vegetativen Vermehrungsform zu tun haben.

Es ist allgemein bekannt, daß auch beim Menschen monochorielle Zwitter geboren werden, und daß die Mehrfachbildungen dieser Kategorie immer von demselben Geschlecht sind. Nun liegt es nahe, anzunehmen, da die Verhältnisse mit Gürteltieren sehr analog zu sein scheinen, daß diese monochoriellen Keime sich aus einem befruchteten Ei entwickeln, und zwar daß sie der Teilung dieses Keimes ihre Genese verdanken. Demnach wäre auch beim Menschen im embryonalen Alter die vegetative Fortpflanzung möglich.

Es ist weiter zu beachten, daß die vegetative Fortpflanzung in einzelnen Individuen von der individuellen allgemeinen Wachstumsenergie abhängt und derselben proportional ist, was v. Wagner in seiner bereits erwähnten Arbeit bei *Microstomum* hervorhebt.



Fig. 31. Die Keime von *Encyrtus* im Morulastadium *mo*. *k* Adventivschale, *na* Paranuclei des Amnion, *e* embryonale Kerne der Morulae. Die vegetative Vermehrung ist noch nicht vollendet. Nach Marchal (61).

Was die äußeren Bedingungen betrifft, so können hier alle diejenigen Faktoren auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit Einfluß ausüben, welche auch bei Wachstumsvorgängen in Wirksamkeit treten. Zu diesen Faktoren gehören in erster Linie die Ernährungsbedingungen. „Reichliche Nahrung — schreibt v. Wagner (94) p. 2453 — fördert das Wachstum, Nahrungsmangel dagegen wirkt retardierend und bringt Wachstum und Fortpflanzung bei längerem Andauern zum Stillstand, dem weiterhin das Absterben des Tieres zu folgen pflegt.“ Es wurde ferner festgestellt, daß größere Wärme des Wassers die Teilungsfortpflanzung begünstigt, woraus der Schluß abgeleitet werden kann, daß eine gewisse Temperaturerhöhung ebenfalls fördernden Einfluß auf das

Tempo der vegetativen Reproduktion ausübt. Spezielle systematische Untersuchungen über diesen Gegenstand wären sehr wünschenswert. Es soll noch auf eine gewisse Verwandtschaft zwischen den Erscheinungen der vegetativen Fortpflanzung durch Teilung und der Regeneration hingewiesen werden. Der Zusammenhang mit der Wachstumserscheinung ist sowohl der vegetativen Fortpflanzung, als auch der Regeneration gemeinsam. Aus den Arbeiten über diesen Vorgang ist nämlich bekannt, daß bei jedem Regenerationsprozeß zuerst die Knospe angelegt wird, welche sodann die Struktur des in regenerativer Bildung begriffenen Organs ausgestaltet. In zahlreichen, auf neue Tatsachen gegründeten Arbeiten hat Przibram (vgl. allgem. Zusammenfassung seiner Resultate in No. 79, p. 212 ff.) den Zusammenhang zwischen dem Wachstum und der Regeneration nachgewiesen; wir haben oben gesehen, daß das Wachstum auch viel Gemeinsames mit der vegetativen Fortpflanzung hat.

B. Zeugung durch Knospung.

Diese besteht darin, daß ein Teil des Organismus sich vergrößert, eine Knospe bildet, die sich sodann abtrennt und durch entsprechende morphogene Vorgänge zu einem neuen Organismus ausgestaltet wird. Aus dieser Definition wie auch aus der Besprechung des Unterschiedes zwischen der Teilung und der Knospung geht zur Genüge hervor, daß diese vegetative Zeugungsform aus zwei aufeinander folgenden Phasen besteht. In der ersten, der Vorbereitungsphase, wird die Knospe gebildet, in der zweiten kann sie vom Stammorganismus abgetrennt werden, um den Ausgangspunkt für die Entwicklung der nächsten Generation zu bilden. Das Wesen dieser zweiten Phase besteht jedoch in dem Ablauf bestimmter Gestaltungs- und Differenzierungsprozesse, durch welche die Knospe die Struktur des Elternorganismus annimmt. Die Knospenbildung läßt sich auf den genau lokalisierten Wachstumsprozeß zurückführen und dieses genau beschränkte, auf eine Körperpartie lokalisierte Wachstum bildet ein Kriterium, nach welchem man diese Zeugungsform als Knospung, nicht als Teilung qualifizieren kann (v. Wagner).

Die Knospung kommt sowohl **bei Protozoen**, wie auch bei mehrzelligen Organismen vor, allerdings ist dieser Fortpflanzungsmodus nur auf die niederen Organismenklassen beschränkt. Bei gewissen Protozoenformen (Suctoria) ist die Knospung die fast ausschließlich herrschende Fortpflanzungsweise; sie kommt jedoch auch bei anderen Protozoengruppen vor. Anstatt den morphologischen Verlauf dieses Prozesses hier zu schildern, gebe ich die der Arbeit von F. Schaudinn entnommenen Figuren (Fig. 32—34), welche die Knospung eines Heliozoons, *Acanthocystis aculeata*, darstellen. Aus dieser Abbildung ist sofort zu ersehen, daß bei den Heliozoen die Kerne für die sich bildenden Knospen durch direkte Kernteilung entstehen; wenn sich dagegen der ganze Organismus in zwei Tochterindividuen teilen soll, so teilt sich der Kern durch Karyokinese. Die beiden Abbildungen geben uns also auch ein instruktives Beispiel einer Kombination von zwei vegetativen Fortpflanzungsformen. Bei den bisher beschriebenen Knospungsvorgängen bilden sich die Knospen an der Oberfläche des Stammorganismus. Lang (57) unterscheidet noch eine andere Knos-

pungsform, welche die innere Knospung genannt wird (kommt z. B. bei den Suctorien vor), bei welcher die Knospen in das Körperinnere ausgestülpt werden. Sehr interessant sieht der Knospungsprozeß bei *Wagnerella borealis*, einem im Meere lebenden Heliozoon, aus. Dieser Fortpflanzungsprozeß wurde kürzlich von M. Zülzer (102) gründlich untersucht und durch zahlreiche Abbildungen illustriert.

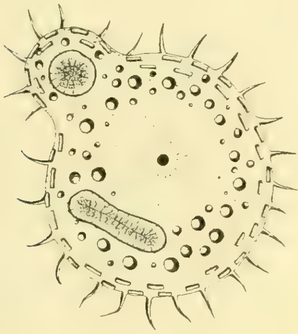


Fig. 32.

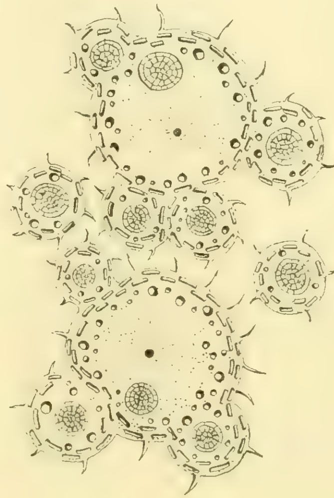


Fig. 34.

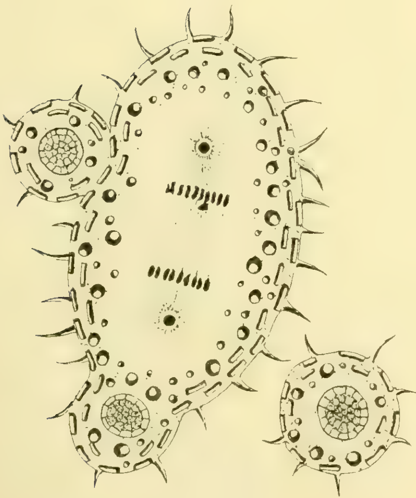


Fig. 33.

Fig. 32—34. Fortpflanzung durch Knospenbildung von *Acanthocystis aculeata*. Die Verlängerung der Kerngestalt in Fig. 32 zeigt den Beginn der amitotischen Kernteilung. Die schwarzen Kugeln mit Strahlungen sind Centrosomen. — Fig. 33 und 34 zeigen die Bildungs- und Abschnürungsstadien der Knospen. Nach Schaudinn.

Wagnerella zeigt eine typische Gliederung des Tieres (Fig. 35) in drei Teile: Kopf, Stiel und dessen untere verbreiterte Partie, die Stielbasis. Während des vegetativen Lebens dieses Tieres liegt in der Basis ein bläschenförmiger Kern (Fig. 35), im Kopf ein wohlausgebildeter plastinreicher schwach chromatischer Zentralkern, der von einer breiten radiärgestreiften Sphäre umgeben ist. Vom Kopf aus können sich die Pseudopodien erstrecken.

Der Knospungsprozeß bildet bei *Wagnerella* den häufigsten Fortpflanzungstypus. Der Prozeß beginnt in der Basis, wo sich der Kern befindet. Von diesem schnüren sich am Beginn des Prozesses sukzessiv die Knospenkerne ab und gelangen in den Kopf, wo sich der weitere Vorgang abspielt. Um den Zentralkern ist jetzt eine sehr deutliche Strahlung wahrnehmbar. Der Zentralkern liegt in der Mitte, die Knospenkerne sind mehr randständig (Fig. 36). In anderen selteneren Fällen kann

man schon in der Basis den Zerfall des ganzen Kernes in mehrere Knospenkerne bemerken, und nachdem der Kern aus der Basis in den Kopf übergewandert ist, vollzieht sich im Kopfe ein vollständiger Zerfall des Kernes in Knospenkerne (Fig. 37). Nach erfolgter Ausbildung mehrerer Knospenkerne sondert sich um jeden solchen Kern eine Plasmapartie ab, und so werden im Innern des Kopfes mehrere Knospen ausgebildet (Fig. 38). Die Knospen liegen hier in einer Vakuole. Zülzer hat festgestellt, daß der ganze Kopfrest sodann zusammen mit dem Zentralkern zugrunde gehen, daß die Knospen dagegen sich durch Teilung vermehren können und daß jede Knospe direkt zu einer *Wagnerella* auswächst, welche im Bau dem Muttertier gleicht.

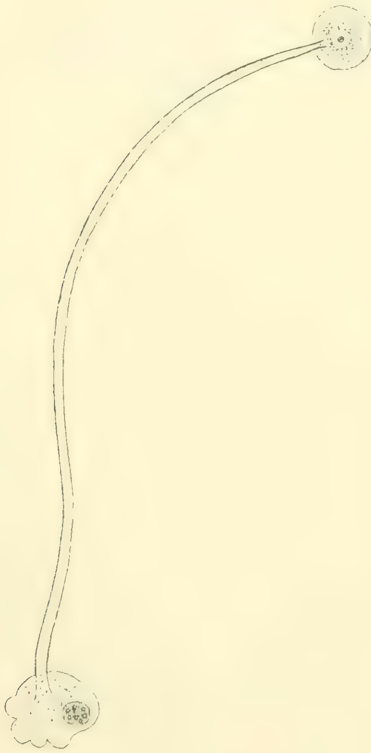


Fig. 35.



Fig. 36.

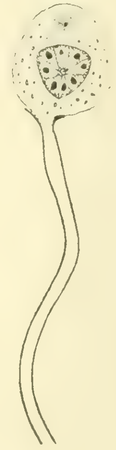


Fig. 37.

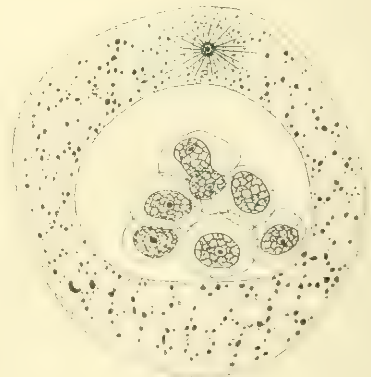


Fig. 38.

Fig. 35—38. *Wagnerella borealis* und ihre Fortpflanzung durch Teilung. Nach Margarete Zülzer (102).

Fig. 35. Das Tier im vegetativen Leben: Unten in dem basalen Teil ist der kugelige Kern wahrnehmbar, die Basis ist mit dem Kopfe durch den Stiel verbunden. Im Kopfe ist der Zentralkern sichtbar.

Fig. 36. Die Knospenkerne sind in den Kopf geraten.

Fig. 37. Der Zerfall des Kernes in Knospenkerne innerhalb des Kopfes.

Fig. 38. Die Knospen innerhalb der Vakuole.

Bei Metazoen geht die ungeschlechtliche Fortpflanzung sehr oft durch Knospung vor sich. E. SCHULTZ (87) weist darauf hin, daß die Erscheinung der Knospung in inniger Verwandtschaft mit der Regenerationsfähigkeit der Tiere steht, und er nimmt mit KENNEL (47a), LANG (57a) und SEELIGER (89) an, daß die Knospung sich phylogenetisch aus dem Regenerationsvermögen entwickelt hat. In dem vor kurzem erschienenen allgemeinen Teil der Embryologie der Wirbellosen von KORSCHELT und HEIDER (54) ist dieser Prozeß von morphologischer Seite sehr eingehend bei allen Tiergruppen geschildert. Da uns hier die physiologische Seite des Problems interessiert, kann ich mich nur auf einige allgemeine Bemerkungen in bezug auf die Morphologie beschränken und verweise sonst auf das oben erwähnte Werk.

Die Knospen können entweder an irgendeiner beliebigen Stelle des Körpers entstehen oder werden nur an prädestinierten Organismusteilen gebildet. Bei den *Cölenteraten,* wo die Knospung sehr verbreitet ist, können sich die Knospen, welche den Ausgangspunkt für die Entwicklung bilden, an den verschiedensten Stellen des Körpers entwickeln. Fig. 39 illustriert diesen Prozeß der Knospungsbildung.

Bei den Würmern ist oft das Hinterende des Tieres zur Knospenbildung prädestiniert. Diesen Vorgang illustriert z. B. Fig. 41, welche die Knospenerzeugung bei *Syllis* veranschaulicht.

Bei den Ascidien wieder bildet der Organismus gewisse Anlagen, welche in Form eines oft langen Rohres vom Organismus auswachsen und die sogenannten Stolonen bilden. An diesen Stolonen entstehen durch Knospung die jungen Organismen, wie wir es in Fig. 40 sehen.

Die neuen, durch Knospung entstandenen Organismen können sich entweder bald vom Stammorganismus lostrennen, oder sie bleiben weiter mit diesem im inneren morphologischen Zusammenhang, was der Erscheinung der Stockbildung (Cormus) zugrunde liegt. Solche Cormen werden bei Spongiarien, Cnidarien, Bryozoen, Tunicaten gebildet. Sie sind entweder festsitzend oder freischwimmend. Es ist weiter zu beachten, daß die einzelnen Individuen eines solchen Cormus entweder gleichgestaltet bleiben, oder sich sodann differenzieren. Der letztere Fall tritt nämlich besonders dann auf, wenn sich bei einzelnen Individuen eine ausgesprochene Arbeitsteilung bezüglich der physiologischen Lebensfunktionen entfaltet. Durch diese Differenzierung entsteht Polymorphismus einzelner Individuen, dessen eklatantestes Beispiel unzweifelhaft die Siphonophoren bilden.

Oft sind die Stellen, an denen die Knospen erzeugt werden, im Organismus prädeterminiert. Besonders trifft man das bei den Würmern. Fig. 41 zeigt den Knospungsvorgang am hinteren Ende von *Syllis.*

Hier kann noch erwähnt werden, daß bei gewissen Tierarten z. B. bei Dolioliden, die Knospen zu wandern vermögen.

Es drängt sich jetzt die Frage auf, welche Bildungspotenz den Zellen zukommt, aus denen die Anlage für den künftigen Organismus gebildet wird. Am besten läßt es sich an denjenigen Organismen demonstrieren, bei welchen die Knospen aus den dazu prädestinierten Organen entstehen, wie z. B. bei *Clavelina* oder irgend einer anderen Ascidie. Diese Tiere, deren morphologische Organisation Fig. 40 wiedergibt, zeichnen sich durch den Besitz eines besonderen Organes, Stolo

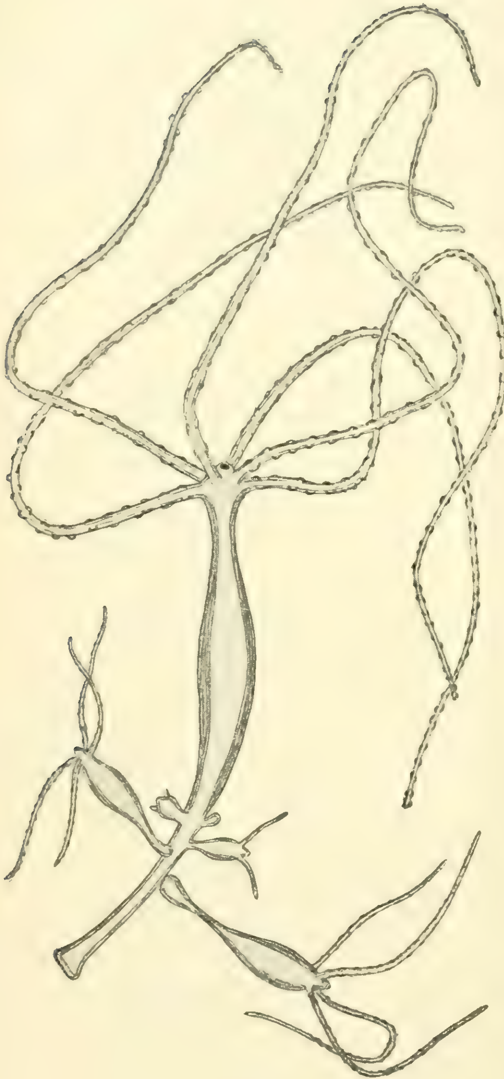


Fig. 39.

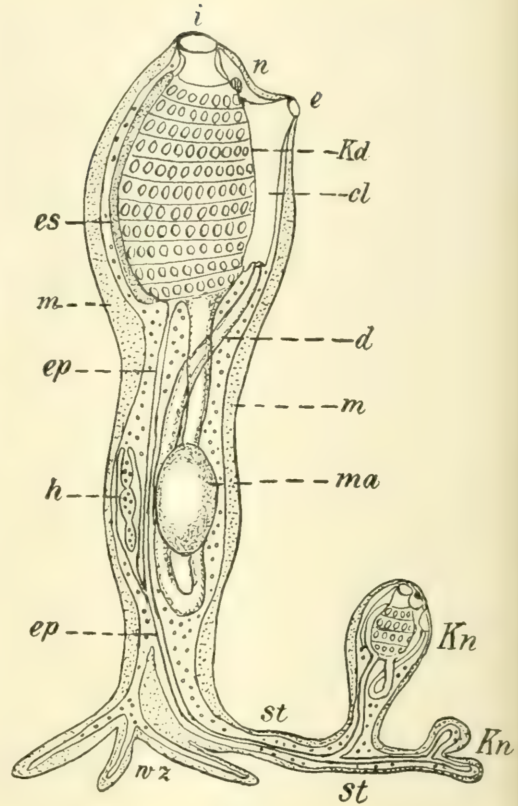


Fig. 40.

Fig. 39. Knospung eines braunen Süßwasserpolypen (*Hydra oligactis*). Nach Korschelt und Heider (54, 1910).

Fig. 40. Ascidie *Clavellina* mit Stolo und Knospen. *cl* Kloake, *d* Darmkanal, *e* Egestionsöffnung, *ep* Epicardialrohr, *es* Endostyl, *h* Herz, *i* Ingestionsöffnung, *kd* Kiemendarm, *Kn* Knospen, *m* Mantel, *ma* Magen, *n* Ganglion, *st* Stolo, *wz* Wurzelausläufer. Nach Seeliger aus Korschelt und Heider (54, 1910).

prolifer (Fig. 40) aus, welcher mit ausgezeichneter Bildungspotenz ausgestaltet ist. Der Stolo prolifer erzeugt nämlich Knospen, aus denen sich neue Ascidien entwickeln; er enthält alle Keimblätter und somit das ganze Bildungsmaterial für die neue Generation. In dem Entwicklungsprozeß aus den vom Stolo erzeugten Knospen wird das indifferente Material, aus welchem die Knospen zusammengesetzt sind, zum Aufbau des neuen Organismus verwendet. Dem Stolo kommt also eine indirekte Rolle beim Zeugungsprozeß zu: er erzeugt Knospen, und diese werden erst zum embryonalen Organismus differenziert.

Es drängt sich in Anbetracht dessen die weitere Frage auf, ob den Elementen, aus welchen der Stolo besteht, nicht die unmittel-

bare Bildungspotenz zukommt? Entscheidend in dieser Hinsicht sind die auch für die Entwicklungsmechanik sehr wichtigen Experimente von H. DRIESCH. Dieser Forscher experimentierte an *Clavellina lepadiformis*, und zwar an den Stolonen dieser Ascidie, unbekümmert um ihr Knospungsvermögen. Die Frage, welche hier H. DRIESCH (24) aufstellte, lautete: Vermag sich ein beliebig abgetrenntes Stolostück der *Clavellina* ohne seitliche Knospenbildung, so wie es da ist, derart zu einer kleinen Ascidie auszugestalten, daß dabei jeder seiner Querschnitte eine andere Rolle übernimmt und können dabei dennoch die Leistungen aller zusammen im Einklang stehen? Unter 57 auf diese Eigenschaft hin untersuchten Stolonen fand DRIESCH bei 22 die Umwandlung in kleine Ascidien. Der Verlauf dieses Prozesses war folgender: Zuerst trat eine Schrumpfung der Länge des untersuchten Stolostückes auf, was beim Vergleich der zwei aufeinander folgenden Stadien (Fig. 42a und Fig. 42b) sofort auffällt, gleichzeitig büßte das Objekt seine Durchsichtigkeit ein. Erst einige Tage später begann der Differenzierungsprozeß, zuerst am proximalen Ende des Stolostückes, was sich zuerst durch Hellwerden der betreffenden Partie äußert. Fig. 42 a—d zeigen die sukzessiven Differenzierungsstadien des Stolos; wir sehen, daß daraus eine voll entwickelte kleine Ascidie resultiert.

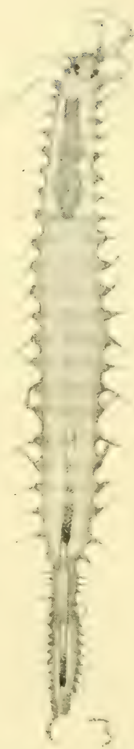


Fig. 41. Die Knospung von *Syllis*. Nach einem Präparat von Prof. M. SIEDLECKI.

Es ist also einleuchtend, daß nicht nur die von den Stolonen produzierten Knospen, sondern auch die Stolonen selbst eine neue Generation zu erzeugen vermögen.

Für die Kontinuität der lebenden Materie und die Fortsetzung der Zeugungstätigkeit ist die an Ascidien festgestellte Eigenschaft

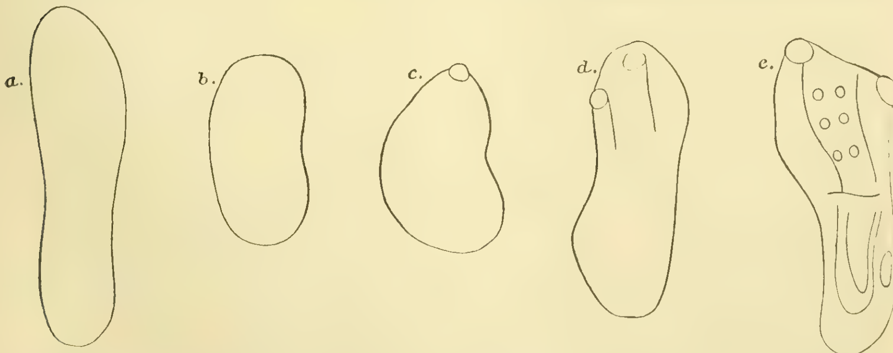


Fig. 42 a—d. Die sukzessiven Stadien der Differenzierung der Stolonenstücke zu Clavellinen. Nach H. DRIESCH (24a).

von Wichtigkeit, daß diese Tiere sich nach der winterlichen Rückbildung wieder erneuern können (Giard, Giard und Caullery, A. della Valle, 91, Caullery, 13). Besonders hat die Arbeit von Caullery sehr wichtige neue Tatsachen zutage gefördert. Nach den Ergebnissen dieser Forschungen soll eine sehr weitgehende Rückbildung von Kiemenspalten, Wimperzellen und Muskelelementen stattfinden, so daß zuletzt nur Zellenpakete zurückbleiben. In diesem rückgebildeten Zustand übersteht die lebende Materie den Winter, um sodann wieder den Organismus auszubilden und die Zeugungstätigkeit fortzusetzen. Einen analogen Rückbildungsprozeß hat Driesch experimentell hervorgerufen und dabei festgestellt, daß sich die Tiere aus solchen weit in der Degeneration vorgeschrittenen Gebilden wieder entwickeln können. Driesch (24, 24a) hat auf die Analogie dieser biologischen Erscheinung mit der in der anorganischen Natur oft anzutreffenden Umkehrbarkeit der Prozesse aufmerksam gemacht. E. Schultz bestätigte diese Beobachtungen von Driesch an *Clavellina.*

Zeugung durch Knospung im Laufe der aufeinander folgenden vegetativ erzeugten Generationen.

Bei der Besprechung der vegetativen Fortpflanzung durch Teilung bei den Protozoen, besonders bei denjenigen, die sich auch geschlechtlich vermehren können, habe ich hervorgehoben, daß von vielen Autoren nach der einige Zeit lang dauernden vegetativen Fortpflanzung gewisse Depressionzustände beobachtet wurden. Nun erhebt sich die Frage, ob bei den sich vegetativ vermehrenden Metazoen, und zwar dort, wo auch die geschlechtliche Zeugung möglich ist, etwas Analoges vorkommt. Zu solchen Gruppen gehören z. B. die Cölenteraten. Die Knospungserscheinungen bei *Hydra* sind jedem Biologen geläufig (vgl. Fig. 39). Diese Tiere können sich aber bekanntlich auch geschlechtlich vermehren. Nach den älteren Angaben von Trembley (1744) und Roesel vom Rosenhof (1755) können sich die Tiere unter günstigen Bedingungen bis 2 Jahre lang in den Aquarien halten und vermehren. Ob durch die ganze Zeit die vegetative Fortpflanzung vor sich ging, ist aus diesen Angaben nicht zu ersehen. Dagegen geht aus neueren Arbeiten auf diesem Gebiete hervor, daß *Hydra* z. B. das Gegenstück zu den Depressionzuständen der Protozoen bildet. So haben R. Hertwig (41) und sein Schüler Krapfenbauer (56) festgestellt, daß eine gut gefütterte Kultur zunächst vorzüglich gedieh, daß hierauf jedoch ein Zustand eintrat, wo die Tiere vollkommen unfähig waren, sich zu ernähren. Besonders wichtig ist ferner noch eine Analogie mit den Protozoen: Bei dieser Gruppe haben wir (vgl. p. 477) von den Depressionszuständen gehört. Nun hat Hanel (35) auch Depressionszustände in den *Hydra*-Kulturen beschrieben. Die ersten Veränderungen kann man an den Tentakeln feststellen, deren Enden zu jener Zeit knopfförmige Verdickungen aufwiesen; sodann ziehen sich die Tentakeln sehr stark zusammen und degenerieren. Bald treten auch an dem Körper Veränderungen auf, dieser verwandelt sich bald in ein undurchsichtiges Klümpchen und zerfällt ganz. Diese Art des Absterbens der Kultur ist nach Hanel (35) so charakteristisch, daß sie sich leicht von jeder Vergiftung oder z. B. vom Zugrundegehen in verdorbenem Wasser unterscheiden läßt.

R. Hertwig fand noch in anderer Richtung eine Analogie mit dem Depressionszustand bei Protozoen. Aus den Arbeiten von Maupas (63, 64), R. Hertwig (37, 40) und seinen Schülern war es nämlich bekannt, daß bei Protozoen die Zeit, in welcher sich die Depressionszustände vorbereiten, der Periode der Geschlechtsreife entspricht. Die Neigung zu Kopulationsvorgängen in dieser Zeit ist gesteigert. Nun beobachtete Hertwig (41) bei seinen *Hydra*-Studien eine unverkennbare Neigung zu Depressionszuständen bei geschlechtlicher Fortpflanzung, sowie die Tatsache, daß gleiche Umstände wie bei den Protozoen Depressionen herbeiführen (Nahrung, Temperatur).

Neuerdings hat im Institut von R. Hertwig E. Frischholz (32) gründliche Studien an *Hydra fusca* und *grisea* angestellt, um sich über die Entstehung der Depressionszustände und das Verhältnis der vegetativen zu der geschlechtlichen Zeugung zu orientieren. Er hat, wie auch die anderen oben erwähnten Autoren, die Depressionszustände im Laufe der Kulturen beobachtet. Auf Grund seiner Tabellen hat Frischholz (32) festgestellt, „daß für die meisten Depressionen ein besonderer gleichzeitiger äußerer Anstoß sich erkennen läßt, daß die periodische Wiederholung hier nur eine scheinbare ist“. Man kann eine Depression künstlich bei *Hydra* hervorrufen. Bei Hydren, welche lange Zeit ($^1/_2$—$2^1/_2$ Monate) in Kultur stark gefüttert wurden, hat neu einsetzende Fütterung nach einer Fütterungspause von wenigen Tagen bis über 1 Monat den Ausbruch einer Depression sofort oder in ca. 1—10 Tagen zur Folge. Auch das Umsetzen der Hydren in anderes frisches Wasser, besonders in der Periode, in der sie zur Depression geneigt sind, kann sofortigen Eintritt der Depression verursachen. Dasselbe kann durch rasche Temperaturveränderung herbeigeführt werden. Auch die Durchlüftung der Aquarien kann hier einen Einfluß ausüben.

Dabei läßt sich aber immer auch innere Disposition geltend machen. Frischholz faßt die Resultate seiner Untersuchungen über die Depression dahin zusammen, „daß neben einem ursächlichen Faktor, welcher bei den Hydren die Neigung zu Depression erzeugt (längere reichlichliche Fütterung), gewisse auslösende Faktoren (rascher Wechsel in gewissen Existenzbedingungen) für den Zeitpunkt des Eintrittes der Depression und zum Teil auch für den Grad derselben bestimmend sind.“

Da bei *Hydra* sowohl die vegetative als auch die sexuelle Fortpflanzung stattfindet, so bildet dieses Tier wirklich ein Material, an welchem das Verhältnis zwischen diesen beiden Vermehrungstypen studiert werden kann. Histogenetisch ist dabei zu beachten, daß an der Knospenbildung alle Wandschichten des Körpers teilnehmen. Die Bildung der Geschlechtselemente wird dagegen nur von den interstitiellen Zellen des Ektoderms besorgt. Diese Tatsache bildet für R. Hertwig einen Ausgangspunkt bei der Besprechung des ganzen Problems. Nach seinen Forschungen „ergibt sich als notwendige Vorbedingung für die Geschlechtsentwicklung, daß trotz vorhandenen Nährmaterials die epithelialen Elemente des Entoderms und Ektoderms ihre Fähigkeit zu wachsen und sich zu teilen verloren haben müssen, während die interstitiellen Zellen diese Fähigkeit noch besitzen“.

Von dem Ergebnis seiner Protozoenforschung ausgehend, erklärt sich R. Hertwig solche Zustände der Unfähigkeit zu weiterer Teilung gewisser Zellengruppen dadurch, daß die „Kernplasmarelation“

(Massenverhältnis der Kern- zu Plasmasubstanz) in ungünstiger Weise verschoben sein mußte. „Ich erkläre mir somit — sagt R. Hertwig (41, p. 26) — die zur Geschlechtsbildung nötige Verschiebung der Ernährungsbedingungen aus einer verschiedenen Kernplasmarelation der entodermalen und ektodermalen Epithelzellen einerseits und der interstitiellen Zellen anderseits. Während jene, bis sie sich in den veränderten Bedingungen akkommodiert haben, durch die kombinierte Wirkung lange fortgesetzter Kultur und dazu hinzutretender Temperaturabnahme in Depression versetzt werden, werden diese zu gesteigerter Fähigkeit veranlaßt, weil ihnen nun alles Material allein zur Verfügung steht.“

So wahrscheinlich mir auch und theoretisch richtig begründet die Anschauungen von R. Hertwig erscheinen, glaube ich doch, daß sie noch einer weiteren Bestätigung durch unmittelbare Untersuchungen bedürfen.

Ich glaube nämlich, daß es bisher noch an entsprechenden Angaben bezüglich der Kernplasmarelation in den Depressionszuständen, resp. solchen, welche der sexuellen Reife entsprechen, fehlt, und zwar in den ekto- und entodermalen Zellen einerseits, in den interstitiellen Elementen anderseits.

Hier kann uns nach diesen Erörterungen noch eine weitere Frage interessieren, ob die geschlechtliche und vegetative Fortpflanzung an einem und demselben Individuum gleichzeitig vor sich gehen kann. Es wurde mehrmals beobachtet, daß das knospenbildende Tier auch Geschlechtsorgane produziert. R. Hertwig hält diese Erscheinung einfach für ein Uebergangsstadium von der Knospenbildung zur geschlechtlichen Fortpflanzung. Er betont dabei mit Nachdruck, daß die Entwicklung von Hoden in keinem einzigen Fall an den Knospen, sondern stets nur an dem Muttertier stattfindet. Neuerlich hat sich jedoch A. Mrazek (69) der früheren Behauptung E. Downings wieder angeschlossen, nach welchem die Bildung der Sexualorgane auch an den Knospen stattfindet. Mrazek hat an *Hydra* häufig beobachtet, daß bei geschlechtsreifen, aber zugleich knospenden *Hydra*-Exemplaren die Geschlechtsorgane, resp. Hoden auch an Knospen vorkommen. Besonders häufig wurde diese Beobachtung bei *Hydra viridis* gemacht. Auch die Arbeit von Whitney (97) beweist, daß an den Knospen Geschlechtsorgane gebildet werden können.

Wenn wir von dem Verhältnis der vegetativen und geschlechtlichen Zeugung sprechen, so müssen wir die Resultate der Arbeit von C. Chun (17) an den zu der Gruppe der Margeliden gehörenden Medusen erwähnen. Der genannte Autor hat festgestellt, daß bei den Margeliden sich an denselben Stellen des Manubriums und aus demselben Keimblatt Knospen und Gameten bilden können. Der Uebergang tritt hier nicht rapid auf. Zuerst werden nur Knospen, sodann Knospen und Gonaden zugleich und endlich nur Gonaden gebildet.

An diese Beobachtung von Chun hat später F. Braem (7) seine theoretischen Erörterungen angeschlossen, und ist zu der Ueberzeugung gelangt, daß die Knospung ein Bindeglied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung bildet.

Es ist klar, daß die Art der Fortpflanzung auch von der Einwirkung der Außenwelt abhängig ist. Dieses Problem ist bisher nur wenig untersucht worden. Kürzlich wurde auf diesem Gebiete die Arbeit von D. Whitney (97) veröffentlicht. Der genannte Forscher

studierte hauptsächlich den Einfluß der Nahrung und der Temperaturveränderungen und die Kombination dieser beiden Faktoren, ohne daß er jedoch seine Resultate mit den bisherigen Literaturangaben in Zusammenhang zu bringen gesucht hätte. Besondere Beachtung verdient eine von seinen Beobachtungen, nämlich daß durch Einwirkung niederer Temperatur mit nachfolgender Erhöhung derselben ohne Rücksicht auf die Nahrungsverhältnisse eine rapide Knospenbildung veranlaßt werden kann. Die wichtige Beobachtung von E. Schultz (87), daß beim Hungern die Tiere die Geschlechtsorgane zur Entfaltung bringen, steht nach meiner Auffassung der Sache mit der Hypothese R. Hertwigs nicht im Widerspruch. Nach Hertwig tritt die sexuelle Forptflanzung an Stelle der vegetativen in dem Moment, wo das Gleichgewicht in Kernplasmarelation im Ektoderm und Entoderm gestört ist und nur die interstitiellen Zellen regelrecht funktionieren. Dieser Zustand kann sowohl bei Nahrungsentziehung, wie auch bei Ueberfütterung eintreten.

C. Zeugung durch Sporen.

Unter Sporen verstehen wir einzellige Gebilde, welche von manchen Organismen erzeugt werden, die sich gewöhnlich durch größere Resistenz gegen die Einwirkung der äußeren Welt auszeichnen und denen die Fähigkeit zukommt, eine neue Generation der betreffenden Art im Laufe der Entwicklungsvorgänge auszugestalten. Ich muß hier gleich am Eingang dieses Kapitels bemerken, daß Sporen auch auf nichtvegetativem Wege entstehen können, wir wollen jedoch hier in unseren Betrachtungen nur solche Fälle berücksichtigen, in denen die Sporen ungeschlechtlich produziert werden.

Die vegetative Sporenbildung ist im Pflanzenreiche besonders stark verbreitet. Bei den Tieren ist sie nur bei niedersten Gruppen, und zwar bei Protozoen, beobachtet worden. Bei der Sporenbildung kann man entweder die Auflösung des ganzen Organismus in diese Gebilde feststellen, oder es differenzieren sich zu Sporen nur gewisse Körperzellen resp. Zellgruppen. Bei manchen Pflanzen sind besondere Organe zur Sporenproduktion bestimmt, bei Moosen und Farnen z. B. werden die Sporen in besonderen Organen, welche Sporangia heißen, erzeugt. Die Sporen entstehen hier als Derivate der Teilung jener Zellen, welche die Wand der Sporangien bilden.

Bei den Tieren finden wir die Fortpflanzung durch Sporenbildung ausschließlich bei den Protozoen. Nach Lang (57) bilden sich die Sporen bei den Protisten entweder durch Zweiteilung ohne nachfolgendes Wachstum der Tochterelemente, welche direkt zu Sporen werden, oder durch Knospung, so daß sich die Knospen von der Mutterzelle abtrennen und in Sporen umwandeln, oder endlich bilden sich diese Fortpflanzungselemente auf die Weise, daß sich zuerst der Kern durch mehrfache aufeinander folgende Teilung im Innern des Protoplasmas vermehrt und sodann das Protoplasma simultan in ebenso viele Klümpchen zerfällt, wie Kerne vorher im ungeteilten Protoplasma vorbereitet worden sind. Es bilden sich also auf diese Weise zahlreiche kleine Zellelemente im Innern des früher einheitlichen Zelleibes, und nachdem derselbe jetzt zerfällt, werden die Sporen vollkommen frei. In manchen Fällen wird bei der Sporenbildung nicht das ganze Plasma der Stammzelle verbraucht, und es bleibt nach vollzogener Sporenbildung ein sogenannter Restkörper zurück, welcher sodann degeneriert.

Die Bildung von Sporen charakterisiert die Gruppe der Sporozoa. Gewöhnlich geht der Sporenbildung hier der Prozeß der Encystierung voran. Der ganze Organismus wird dabei zu einem sogenannten Sporoblasten. Am Körper eines solchen Organismus verschwinden zu dieser Zeit die inneren Organzellen, wie Vakuolen, und die äußeren, wie Pseudopodien, und durch die Tätigkeit der äußeren Plasmaschichte bildet sich gewöhnlich eine Kapsel, in welcher der Sporoblast sich encystiert [1]). Bei manchen Formen verläuft die Sporenbildung am nackten Organismus. Der Sporoblast bildet die Sporen durch simultane Teilung (Zerfallsteilung) innerhalb der Cyste. Die so ausgebildeten Sporen sind imstande, unter entsprechenden Lebensbedingungen eine neue Generation des betreffenden Organismus zu erzeugen.

Die Sporenbildung wurde vom physiologischen Standpunkte fast ausschließlich bei den Pflanzen untersucht, und in dieser Beziehung verdanken wir den klassischen Untersuchungen von Klebs (49) sehr wichtige Entdeckungen. Der genannte Autor hat festgestellt, daß die vegetative Sporenbildung bei Algen sehr viel von der äußeren Welt abhängt. So hat er z. B. nachgewiesen, daß *Ulotrix zonata* gewaltige Massen von Schwärmsporen bildet, wenn man sie aus kühlem, lebhaft bewegtem Wasser in wärmeres, ruhigeres Wasser überführt. Die einzellige Alge *Chlorococcum infusium*, welche einige Zeit lang auf nährsalzreichem Substrat in feuchter Luft kultiviert wurde, kann zu jeder beliebiger Zeit zur Sporenbildung angeregt werden, sobald sie in frisches Wasser gebracht wird, gleichgültig, ob dieser Versuch in Licht oder in Dunkelheit ausgeführt wird.

Bei anderen Algenarten hat wieder die Veränderung der Natur des früheren Mediums stets die Bedeutung des Auslösungsfaktors zur Sporenbildung. Das hat Klebs (49) bei *Vaucheria sessilis* nachgewiesen. „Wenn man *Vaucheria* in feuchter Luft kultiviert und dann in Wasser bringt, wenn man sie aus nährsalzreicher Flüssigkeit in reines Wasser überführt, wenn man sie aus lebhaft bewegtem Wasser in ruhig stehendes bringt, immer erhält man Schwärmsporen.“ Besonders empfindlich sind aber diese Algen gegen Aenderungen der Lichtintensität, worauf sie stets mit der Sporenbildung reagieren.

Klebs (50) hat auch eine ausgedehnte Versuchsreihe an den Mucorineen durchgeführt, und zwar an *Sporodinia grandis*, aus denen sich ergibt, daß die Sporangienbildung notwendig an eine Umgebung von Luft gebunden ist; lebhafte Sporangienbildung findet bei reichlicher und günstiger Ernährung nur dann statt, wenn die Luft nicht völlig mit Wasserdampf gesättigt ist. „Eine relative Feuchtigkeit von ca. 70—80 % ist für den Bildungsprozeß am günstigsten; bei geringerer Feuchtigkeit wird er verlangsamt, und bei ca. 40 % ist er gehemmt“ (Klebs, 50, p. 53). In einer seiner späteren Arbeiten (52) stellt Klebs die bei der Bildung von Fortpflanzungsorganen, also auch bei der Sporenbildung an dem wachsenden Thallus wirksamen Faktoren folgendermaßen zusammen: 1) Verringerung des Salzgehaltes im Außenmedium, 2) Verringerung der Lichtintensität, 3) Verringerung der Sauerstoffgehaltes beim Uebergange aus fließendem in stehendes Wasser, 4) Verringerung der Temperatur, 5) Verringerung der organischen Nährstoffe im Außenmedium, 6) Verringerung der Feuchtig-

---

1) Die Enzystierung erfolgt bei den Protozoen nicht ausschließlich vor der Sporenbildung. Neben Sporocyten unterscheiden wir noch die Teilungscysten, die sich vor der Teilung bilden, und die Dauercysten, das ist die Umhüllung mit der Kapsel, welche unter ungünstigen inneren und äußeren Bedingungen stattfindet.

keit beim Uebergang aus Wasser in Luft oder aus feuchter in trockenere Luft, 7) Verringerung der organischen Nährstoffe im Substrat mit gleichzeitiger Einwirkung der Luft, 8) Verringerung der organischen Nährstoffe in Substrat bei gleichzeitiger Einwirkung der Luft und des Lichtes, 9) Verringerung der anorganischen Nährsalze im Außenmedium bei gleichzeitiger Mitwirkung hellen Lichtes, 10) Steigerung des Nährsalzgehaltes im Außenmedium, 11) Steigerung der organischen Nährstoffe im Außenmedium, 12) Steigerung der Feuchtigkeit beim Uebergang aus Luft in Wasser oder aus relativ trockener in feuchtere Luft, 13) Steigerung des Sauerstoffgehaltes, 14) Steigerung der Temperatur.

Demnach liegt der entscheidende Grund für das Auftreten von Fortpflanzungsorganen an Stelle des Wachstums, welches zeitweise sistiert wird, in quantitativen Veränderungen der für alle Gestaltungsprozesse wichtigen allgemeinen äußeren Bedingungen. Mit Recht hebt also KLEBS hervor, daß diese Aenderungen die Bedeutung von formativen Reizen haben.

Bei den Tieren ist die Bedeutung der Einwirkung der Außenwelt auf die Sporenbildung bisher systematisch nicht untersucht worden; aus gelegentlichen Angaben in der Literatur ergibt sich jedoch, daß bei freilebenden Protozoen Sporen gebildet werden, sobald sich die äußeren Bedingungen für das Wachstum ungünstig gestalten. Es wurde jedoch auch beobachtet, daß manchmal auch bei Ueberfütterung Sporen gebildet werden.

Die hier näher besprochenen Tatsachen, welche die Bedingungen der vegetativen Fortpflanzung bestimmen, werden von C. CHILD (15) als Argumente verwendet, welche für seine Hypothese der Bedeutung der physiologischen Isolation für die Zeugung (vgl. p. 463) sprechen. Bei der Fortpflanzung durch Sporenbildung werden, wie wir in der morphologischen Skizze (p. 507) hervorgehoben haben, gewisse Teile des Organismus abgelöst, oder es findet dabei totale oder partielle Auflösung des Organismus in kleinere Individuen statt, und eben diese Prozesse können eine physiologisch notwendige Folge der ungünstigen Bedingungen sein, indem durch diese die physiologische Korrelation zwischen gewissen Organismusteilen abgeschwächt wird.

Die physiologische Bedeutung der Sporen beruht darauf, daß in dieser Form die lebendige Materie eine größere Dauerhaftigkeit und Resistenz besitzt, so daß sie imstande ist, ungünstigen Lebensverhältnissen zu trotzen. Findet sich also ein Organismus in solchen ungünstigen oder nicht entsprechenden Verhältnissen, so ist er durch die Fähigkeit der Sporenbildung in der Lage, diesen Bedingungen doch Widerstand zu leisten, so daß die Kontinuität der Art erhalten bleiben kann. Diese Dauerhaftigkeit ist besonders bei gewissen Bakteriensporen erstaunlich. So hat z. B. unter anderen MAC FADYEN (60) nachgewiesen, daß die Milzbrandsporen der Temperatur flüssiger Luft von ca. -190^{0} C 1—7 Tage ausgesetzt werden können, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüßen.

D. Zeugung durch Dauer- resp. Winterknospen, Gemmulen, Statoblasten.

Dauer- resp. Winterknospen, Gemmulen, Statoblasten können als Fortpflanzungsgebilde betrachtet werden, welche in physiologischer Hinsicht eine gewisse Analogie mit den soeben besprochenen Sporen

aufweisen. Diese Analogie äußert sich zuerst darin, daß diese Reproduktionsgebilde unter ungünstigeren Existenzbedingungen resp. bei veränderten äußeren Bedingungen entstehen, und sodann sind ihre Resistenzeigentümlichkeiten auch denjenigen der Sporen ähnlich.

Die Dauerknospen werden von Spongiarien gebildet, sie werden auch Sorite (F. E. Schultze) genannt. Morphologisch stellt sich eine solche Dauerknospe als ein Zellenkonglomerat dar (Fig. 43). In morphogenetischer Beziehung sind diese Gebilde bisher noch nicht genau erforscht. Bei Bryozoen werden Winterknospen (Hibernacula) gebildet, welche z. B. bei *Victorella* als kolbenförmige Anschwellungen an Stolonen entstehen. Die weitere Entwicklung solcher Knospen wird aber sistiert, sie werden von einer harten chitinösen Kapsel umschlossen und zeichnen sich in physiologischer Hinsicht durch eine derartige Widerstandsfähigkeit aus, daß sie den Winter in diesem Zustande überdauern und sich im Frühjahr weiterentwickeln.

Gemmulen werden speziell von den Spongien gebildet. Fig. 44 zeigt ein solches von dem Schwamm *Ephydatia fluviatilis* erzeugtes Fortpflanzungsgebilde. Ein Blick auf diese Abbildung lehrt, daß jede Gemmula von einer sehr starken Kapsel umschlossen ist. Sie liegen im Parenchym des Schwammes.

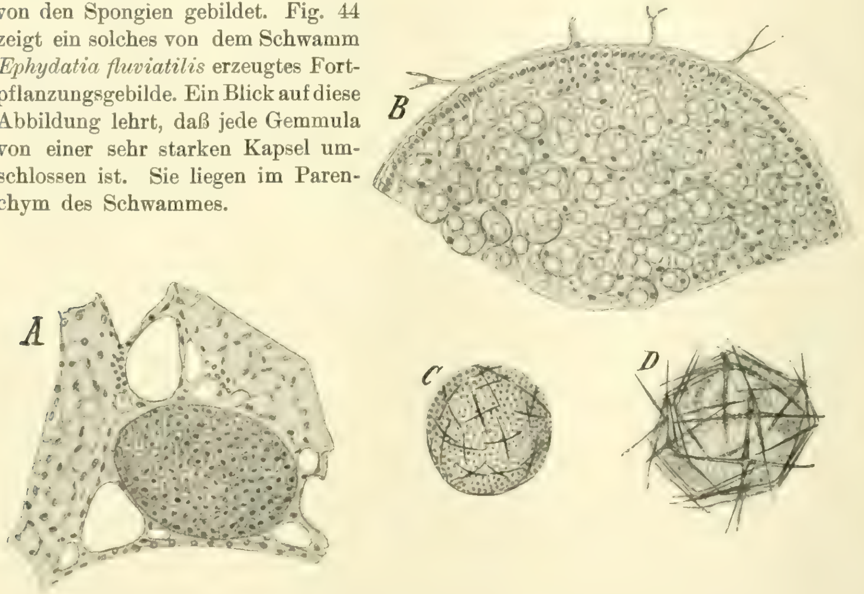


Fig. 43. Dauerknospe *A* von *Euryplegma auriculare*. *B* von *Euplectella aspergillum*. *C*, *D* von *Leucopsacus ortodocus*. Nach F. E. Schultze und Ijima aus Korschelt und Heider (54, 1910).

Die Gemmulen werden unmittelbar vor derjenigen Jahreszeit gebildet, deren Ueberdauern für die Organismen der Schwämme schwierig ist. In den Tropen produzieren die Spongien ihre Gemmulen vor der Trockenperiode (Korschelt und Heider), in unseren Breiten gegen den Herbst und den Winter. In diesem Zustande kann die lebende Materie der betreffenden Art die Trockenzeit resp. die Winterkälte überdauern und im Frühjahr wieder die volle Organisation des Tieres entwickeln. Die Gemmulen werden auch von Meerschwämmen gebildet, die physiologische Bedeutung ist in jenen Fällen nicht so klar.

Die Statoblasten sind vielzellige Reproduktionskörper, welche von Bryozoen erzeugt werden. In Fig. 45 sehen wir verschiedene

Statoblastenformen, welche oft mit Chitinstäbchen an der Kapsel oder mit anderen Schwimmvorrichtungen versehen sind. Diese Gebilde können ebenfalls als Anpassungserscheinung betrachtet werden, welche der betreffenden Art ein Ueberdauern der kalten Jahreszeit sichert.

Bei allen in diesem Kapitel erwähnten Reproduktionsarten ist es beachtenswert, daß mit ihrer Bildung der Organismus auf verschiedene Außenbedingungen reagiert, und daraus zieht CHILD (15) wohl mit Recht

Fig. 44. Gemmula von *Spongilla (Ephydatia) fluviatilis*. *a* äußere cuticulare Schicht, *b* Amphidiskenschicht, *c* innere cuticulare Schicht, *d* Keimkörper, *p* Porus. (Nach VEJDOVSKY aus KORSCHELT und HEIDER [54, 1910].)

Fig. 45. Statoblasten von A *Fredericella sultana*, B *Plumatella punctata*, C, D *Cristatella mucedo*, E sitzender Statoblast von *Plumatella princeps*. (Nach KRAEPELIN aus KORSCHELT und HEIDER [54, 1910].)

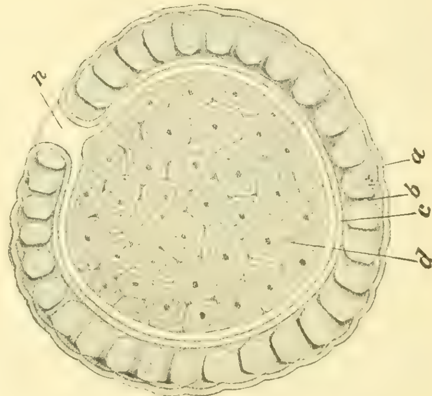


Fig. 44.

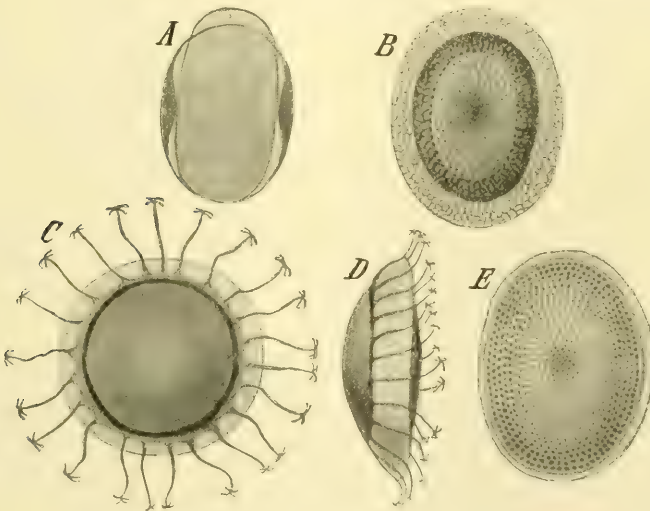


Fig. 45.

den Schluß, daß die Entstehung dieser Gebilde nicht auf eine direkte Einwirkung jener Bedingungen, sondern vielmehr auf eine indirekte, den physiologischen Zustand des Organismus beeinflussende zurückzuführen ist.

Allerdings wären systematische physiologische Untersuchungen auf diesem Gebiete über die Faktoren, welche eine solche Fortpflanzungsart auslösen und bedingen, sehr wünschenswert, um so mehr, als die Methoden bereits in botanischen Forschungen (KLEBS u. a.) ausgearbeitet worden sind.

E. Anhang. Die vegetative Fortpflanzung der Zellen im Organismus der Metazoen.

Anhangsweise möchte ich hier über die morphologischen Phänomene der vegetativen Fortpflanzung der Elemente berichten, aus welchen der Organismus der Metazoen zusammengesetzt ist. Die Kenntnis dieser Vorgänge wird sich uns in unseren späteren Erörterungen als unumgänglich nötig erweisen.

Man unterscheidet bekanntlich zwei Haupttypen der Zellvermehrung, die amitotische und die karyokinetische Teilung, welche sich durch den Verlauf der Kernteilung voneinander wesentlich unterscheiden. Bei der Amitose oder direkten Teilung (Fig. 46), welche

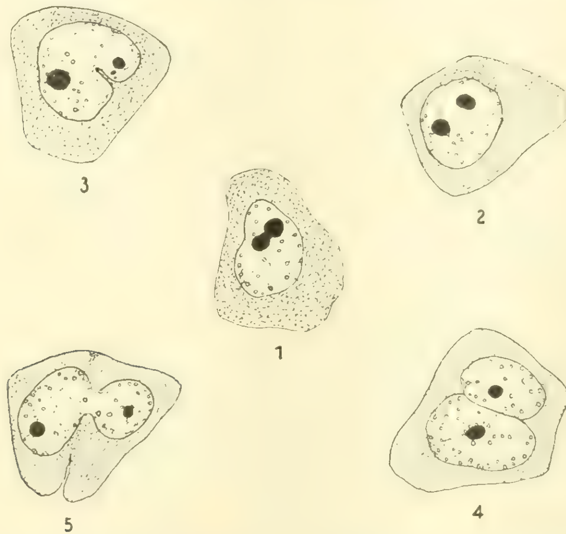


Fig. 46. Aufeinanderfolgende Stadien der amitotischen Zellteilung der in Entwicklung begriffenen Eiweißdrüse der Schnecke *Helix pomatia*. Nach einem Präparat von Dr. Marie Krahelska.

überhaupt verhältnismäßig seltener als die mitotische Kernteilung vorkommt, schnürt sich der Kern in zwei ungefähr gleiche Tochterkerne ab, und diese Teilung wird gefolgt resp. begleitet von der Plasmateilung [1]).

Die Bilder der Amitose sind in mehreren Punkten denjenigen ähnlich, welche die Teilung der Amöbe (vgl. Fig. 1—4) darstellen.

Der karyokinetische Prozeß der Zellteilung zeichnet sich durch komplizierte Veränderungen in der Kernstruktur aus.

In dem chromatischen Kerngerüst wandelt sich der immer deutlicher werdende chromatische, kontinuierlich verlaufende, einheitliche Faden in einen Knäuel (Spirem) um, das anfangs dichter (Fig. 47), sodann locker erscheint (Fig. 48). Der chromatische Faden gliedert sich in einzelne chromatische Segmente, welche man als Chromosomen bezeichnet. Die Anzahl der Chromosomen ist für verschiedene Species verschieden, ist jedoch für alle Zellen einer Species stets konstant (von der Chromosomenanzahl

1) Näheres über die Literaturangaben hinsichtlich der Amitose vgl. Godlewski 33a), p. 112 ff.

in den spermato- und ovogenetischen Elementen wird noch weiter unten speziell die Rede sein). Gleichzeitig mit den Veränderungen im Kerninneren verschwindet die Kernmembran, und die Chromosomen liegen jetzt direkt im Protoplasma. Um das Centrosoma der Zelle, welches gleich am Anfang der Mitose sehr deutlich auftritt, ist jetzt die sogenannte achromatische Strahlung wahrnehmbar. Das Centrosoma teilt sich in zwei Tochtercentrosomen, zwischen denen die achromatische Spindel jetzt erscheint (Fig. 48). Je mehr die Centrosomen sich voneinander entfernen, desto länger wird die Spindel. Von den beiden Centrosomen gehen jetzt ganz deutliche Polstrahlungen aus. Die Chromosomen, welche bisher außerhalb der Spindel lagen, gelangen jetzt in den Aequator der Spindel, mithin auch in den Aequator der Zelle (Fig. 49). Dieses Mittelstadium wird als Muttersternstadium (Monaster) bezeichnet. Jedes Chromosom erfährt eine Längsspaltung (Fig. 49), so daß aus jedem Chromosom zwei Tochterchromosomen entstehen. Jedes neu entstandene Paar trennt sich jetzt so, daß die beiden Hälften des Paares nach den entgegengesetzten Polen auseinanderrücken. Dieses Karyokinesestadium (Fig. 50), in welchem die Chromosomen an beiden Polen der Zellen in zwei Gruppen gesammelt sind, heißt Diasterstadium. Im nächsten Stadium (Tochterknäuel, Fig. 51) organisieren sich aus beiden Chromosomengruppen die Tochterkerne (Fig. 52), welche jetzt in die Ruheperiode eintreten.

Für das Zellenleben ist eine periodisch sich wiederholende Ruhe von großer Bedeutung, denn in dieser Zeit vollzieht sich die Regeneration des Chromatins aus dem im Protoplasma enthaltenen Material. Da die Tochterchromosomen aus den Mutterchromosomen durch die Längsspaltung derselben entstanden sind, so müssen sie weniger Chromatinsubstanz enthalten, und nun erfolgt die Ergänzung des Chromatins in der Ruheperiode auf Kosten des im Protoplasma enthaltenen Materials.

Ich muß noch bemerken, daß der Verlauf der karyokinetischen Teilung in hohem Grade von der äußeren Welt und dem physiologischen Zustande der Zellelemente abhängig ist. Durch den Einfluß narkotischer Mittel ist es z. B. NATHANSOHN (70) gelungen, bei *Spirogyra* den karyokinetischen Kernteilungstypus in einen amitotischen zu verwandeln. Die sogenannten Pseudoamitosen, welche an den amitotischen Kernteilungsmodus erinnern und sich doch als karyokinetische Teilungsfiguren erweisen, wurden durch Einwirkung verschiedener Agentien auf die sich teilenden Zellelemente, wie Aetherisierung (HÄCKER und SCHILLER) bei Copepoden, hypertonische Flüssigkeiten (KONOPACKI, 53), Temperaturerniedrigung (J. BURY)[1], CO_2-haltiges Seewasser (GODLEWSKI, 33) bei Echiniden beobachtet.

Durch ähnliche Aenderungen der äußeren Bedingungen kann künstlich die Sistierung der Zelleibsteilung bei den in Furchung begriffenen embryonalen Zellen veranlaßt werden, wie es aus den Beobachtungen von DRIESCH (Temperaturerhöhung), NORMANN (72), LILLIE (58, 59), KOSTANECKI (55), GODLEWSKI (33) u. a. (Konzentrationserhöhung im umgebenden Medium), Sauerstoffmangel (GODLEWSKI, 32a) hervorgeht. Daraus resultieren mehrkernige Zellelemente, die eventuell noch später simultan in einkernige Zellen zerfallen können. Die Erscheinung kann auch bei abnormer polyspermischer Befruchtung stattfinden (BOVERI), worauf wir noch bei der Vererbungslehre zurückkommen werden.

---

1) Die Arbeit von J. BURY wird demnächst im Arch. f. Entw.-Mech. erscheinen.

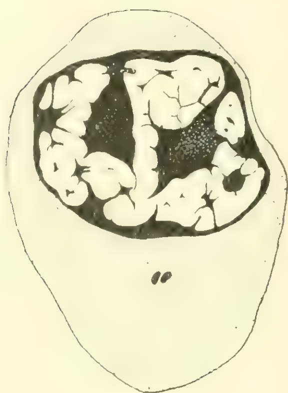


Fig. 47.

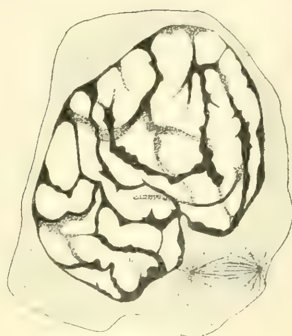


Fig. 48.



Fig. 49.



Fig. 50.

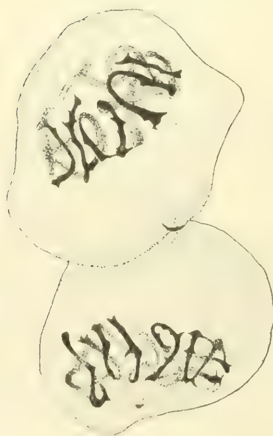


Fig. 51.



Fig. 52.

Fig. 47—52. Die sukzessiven Stadien der karyokinetischen Kernteilung bei den Leukocyten von *Salamandra maculosa*. Nach M. Siedlecki (90).

Was die physiologischen Auslösungsmomente der Zellteilung betrifft, muß auf die speziellen Monographien der Zellenlehre hingewiesen werden. Hier möchte ich aber hervorheben, daß das Problem der Wechselbeziehung zwischen dem Kern und Protoplasma in allen

modernen Hypothesen, welche die Zellteilung zu erklären suchen, eine wichtige Rolle spielt. BOVERI (5) war der erste, welcher das Problem der Kernplasmaproportion (vgl. p. 472) in die Biologie eingeführt hat. Sodann wurde es von R. HERTWIG und seinen Schülern an Protistenorganismen entwickelt. An Zellelementen der Metazoen von BOVERI (6) durchgeführte Studien ergaben, daß das die innere Zellteilung bewirkende Moment in dem Mißverhältnis zwischen Kern- und Protoplasmamenge zu suchen ist. Diese Tatsache ist z. B. für die Entwicklungsvorgänge von prinzipieller Bedeutung. Gegenwärtig wird in der Biologie fast allgemein angenommen, daß die entwicklungsfähigen Elemente sich durch dieses Mißverhältnis zwischen Kern und Protoplasma auszeichnen. Im Laufe der Entwicklung wird dieses Mißverhältnis ausgeglichen, da, wie oben (p. 513) erwähnt wurde, nach erfolgter Chromosomenhalbierung die chromatische Substanz sich auf Kosten der im Plasma enthaltenen Stoffe regeneriert. Die Beendigung des Furchungsprozesses steht eben mit der Normierung der Kernplasmarelation (DRIESCH, 21) in einzelnen embryonalen Zellen resp. im ganzen embryonalen Keim (GODLEWSKI, 33) im innigen Zusammenhange. Es ist selbstverständlich, daß Hand in Hand mit dem Prozeß der Zunahme der Kernsubstanz eine Umarbeitung, eine Transformation des Keimmaterials stattfindet. Die Plasmamasse wird nämlich in Kernmaterial umgewandelt; aus morphogenetischen Untersuchungen von GODLEWSKI, welche in den chemischen Studien von MASING (62) ihre volle Bestätigung und Erweiterung gefunden haben, scheint hervorzugehen, daß die Beendigung des Furchungsprozesses also die Sistierung der Zellteilung gleichzeitig mit der Erschöpfung des Vorrates derjenigen Substanzen, die zur Synthese des Kernmaterials nötig sind, erfolgt.

Literatur.

(Kap. I—III.) Allgemeines. Ungeschlechtliche Zeugung.

1. ***Allen, F.***, *What is life? Proceed. of the Birmingh. Nat. History and Philosoph. Soc., Vol. 11 (1899).*
2. ***Arrhenius, S.***, *Das Werden der Welten, Leipzig 1908.*
3. *— Die Vorstellung der Weltgebäude im Wandel der Zeiten. Das Werden der Welten, N. F., Leipzig 1909.*
4. ***Borowsky, W. M.***, *Untersuchungen über Actinosphaerium Eichhorni. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 19 (1910), Heft 3.*
5. ***Boveri, Th.***, *Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verhandl. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. 35 (1902).*
6. *— Zellenstudien. 5. Ueber Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen, Jena 1905.*
7. ***Braem, F.***, *Die Knospung der Margeliden, ein Bindeglied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Biol. Ctbl., Bd. 28 (1908).*
8. ***Bury, J.***, *Zagadnienie ilościowego stosunku jądra do protoplazmy. Kosmos, T. 35 (1910).*
9. ***Calkins, G. N.***, *and* ***Lieb, C. C.***, *Studies on the Life-History of Protozoa. II. The effect of stimuli on the life cycle of Paramaecium caudatum. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 1 (1902).*
10. ***Calkins, G. N.***, *Studies on the life-history of Protozoa. I. The life-cycle of Paramaecium caudatum. Arch. f. Ent.-Mech. d. Org., Bd. 15 (1902).*
11. *— Studies on the life-history of Protozoa. III. The 620 generation of Paramaecium caudatum. Biol. Bull., Vol. 3 (1902).*
12. *— Studies on the life-history of Protozoa. IV. Death on the A series. Conclusions. Journ. of exp. Zool., Vol. 1 (1904).*
13. ***Caullery, M.***, *Contribution à l'études des Ascidiens composées. Bull. sc. France et Belgique, T. 27 (1897).*

14. **Child, C. M.**, *Physiological isolation of parts and fission in Planaria. Arch. f. Entw.-Mech., Festband für W. Roux, Bd. 30 (1910).*
15. — *Die physiologische Isolation von Teilen des Organismus als Auslösungsfaktor der Bildung neuer Lebewesen und der Restitution. Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech., Heft 11 (1911).*
16. — *A study of senescence and rejuvenescence based on experiments with Planaria dorotocephala. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 31 (1911).*
17. **Chun, C.**, *Atlantis. Bibl. Zool., Bd. 7 (1895).*
18. **Cuénot, L.**, *L'ovaire de Tatou et l'origine des jumeaux. Compt. rend. Soc. Biol., T. 40 (1903).*
19. **Dobell, C. C.**, *Physiological degeneration in Opalina. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. 51 (1907).*
20. — *Contributions to the cytology of the bacteria. Ebenda, Vol. 56 (1911).*
21. **Driesch, H.**, *Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 6 (1898).*
22. — *Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 8 (1899).*
23. — *Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes. Ebenda, Bd. 10 (1900).*
24. — *Ueber ein neues harmonisch-äquipotentielles System und über solche Systeme überhaupt. Ebenda, Bd. 14 (1902).*
24a. — *Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. Ebenda.*
25. — *Die Physiologie der tierischen Form. Ergebn. d. Physiol., 5. Jahrg. (1906).*
26. — *Die Entwicklungsphysiologie 1905—1908. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 17 (1909).*
27. — *Philosophie des Organischen, Leipzig, Engelmann, 1909.*
28. **Enriques, P.**, *Della degenerazione senile nei Protozoi. Atti Acad. Lincei, Vol. 14 (1905).*
29. **Erdmann, R.**, *Kern und Plasmawachstum in ihren Beziehungen zueinander. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 18 (1908).*
30. — *Depression und fakultative Apogamie bei Amoeba diploica. Festschr. f. R. Hertwig, 1910.*
31. **Fernandez, M.**, *Beiträge zur Embryologie der Gürteltiere. 1. Zur Keimblätterinversion und spezifischen Polyembryonie der Mulita Tatusia hybrida. Morph. Jahrb., Bd. 39 (1909).*
32. **Frischholz, E.**, *Zur Biologie von Hydra. Depressionserscheinungen und geschlechtliche Fortpflanzung. Biol. Ctbl., Bd. 29 (1909).*
32a. **Godlewski, E. jun.**, *Die Einwirkung des Sauerstoffs auf die Entwicklung von Rana temporaria und Versuch der quantitativen Bestimmung des Gaswechsels in den ersten Entwicklungsstadien. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 11 (1901).*
33. — *Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. Ebenda, Bd. 26 (1908).*
33a — *Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet, Leipzig 1909.*
33b **v. Graff, L.**, *Vermes. Turbellaria. In Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. 4, Abt. 1, Leipzig 1904—1908.*
34. **Gregory, L.**, *Observations on the life history of Tillina magna. Journ. of exper. Zool., Vol. 6 (1909).*
35. **Hanel, E.**, *Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von Hydra grisea. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 43.*
36. **Herbst, C.**, *Ueber das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebezellen in kalkfreiem Medium. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 9 (1900).*
37. **Hertwig, R.**, *Ueber physiologische Degeneration bei Protozoen. Sitz.-ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, 1900.*
38. — *Ueber das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma, München 1903.*
39. — *Ueber Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Ctbl., Bd. 23 (1903).*
40. — *Ueber physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Nebst Bemerkungen zur Aetiologie der Geschwülste. Festschr. f. Haeckel (1904).*
41. — *Ueber Knospung und Geschlechtsentwickelung von Hydra fusca. Festschr. f. F. Rosenthal u. Biol. Ctbl., Bd. 26, Leipzig 1906.*
41a. — *Ueber neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforschung, Bd. 1 (1908).*
42. **v. Ihering, H.**, *Ueber Generationswechsel bei Säugetieren. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1886.*
43. — *Ueber die Fortpflanzung der Gürteltiere. Sitz.-ber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss., Heft 47 (1885).*
44. **Jennings, H. S.**, *Heredity, variation and evolution in Protozoa. II. Proceedings of the Americ. Philos. Soc., Vol. 47 (1908).*
45. — *Heredity, variation and evolution in Protozoa I. Journ. of exp. Zool., Vol. 5 (1908).*

46. **Joukowsky, D.**, *Beiträge zur Frage nach den Bedingungen der Vermehrung und des Eintrittes der Konjugation bei den Ciliaten. Verhandl. Nat.-med. Vereins Heidelberg, Bd. 2 (1898).*
47. **Kasanzeff, W.**, *Experimentelle Untersuchungen über Paramaecium caudatum. Inaug.-Diss. Zürich, 1901.*
48. **Kennel, J.**, *Ueber Teilung und Knospung der Tiere, Dorpat 1882.*
49. **Klebs, G.**, *Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biol. Ctbl., Bd. 13 (1893).*
50. — *Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. I. Sporodinia grandis Link. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32 (1898).*
51. — *Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. Saprolegnia mixta de Bary. Ebenda, Bd. 33 (1899).*
52. — *Ueber Probleme der Entwickelung. Biol. Ctbl., Bd. 24 (1904).*
52a. **Kölliker, A.**, *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen, 2. Aufl. (1876).*
53. **Konopacki, M.**, *Ueber den Einfluß hypertonischer Lösungen auf befruchtete Echinideneier. Arch. f. Zellforsch., Bd. 7 (1911).*
54. **Korschelt, E.** und **Heider, K.**, *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena, Fischer, 1902—1910.*
55. **Kostanecki, K.**, *Mitotische Kernteitung ohne Zellteilung in künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra. Bull. de l'Ac. des Sc. de Cracovie, 1908.*
56. **Krapfenbaur, A.**, *Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von Hydra. Inaug.-Diss. München, 1908.*
57. **Lang, A.**, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, Jena, Fischer, 1901.*
57 a. — *Ueber den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere, Jena 1888.*
58. **Lillie, F. R.**, *Differentiation without cleavage in the egg of the Annelid Chaetopterus pergamentaceus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 14 (1902).*
59. — *Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in Chaetopterus. Journ. of exper. Zool., Vol. 3 (1906).*
60. **MacFadyen**, *On the influence of the temperature of liquid air on Bacteria. Proc. of the Royal Soc., Vol. 66 (1900).*
61. **Marchal, P.**, *Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie. Arch. de Zool. expérim. et générale, Sér. 4, T. 2 (1904).*
62. **Masing, E.**, *Ueber das Verhalten der Nukleinsäure bei der Furchung des Seeigeleis. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 67 (1910).*
63. **Maupas, E.**, *Sur la multiplication des Infusoires ciliées. Arch. de Zool. expérim. et générale, Sér. 2, T. 6 (1888).*
64. — *Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliées. Ebenda, Sér. 2, T. 7 (1889).*
65. **Maurice** et **Schulgin**, *Embryogénie de l'Amaroecium proliferum. Ann. Sc. nat., Sér. 6 (1884).*
66. **Milne-Edwards, A.**, *Recherches sur les enveloppes foetales du Tatou à neuf bandes. Ann. Sc. nat., Sér. 5, Zool., T. 8.*
67. **Minot, Ch. S.**, *The problem of age, growth and death. The Popul. Science Monthly, 1907.*
68. **Montgomery, Th. H.**, *On reproduction animal life cycles and the biographical (biological) unit. Trans. Texas Acad. Sc., Vol. 9 (1907).*
69. **Mrazek, A.**, *Einige Bemerkungen über die Knospung und geschlechtliche Fortpflanzung bei Hydra. Biol. Ctbl., Bd. 26 (1906).*
70. **Nathansohn, A.**, *Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 35.*
71. **Newman, H.** and **Patterson, J.**, *The development of the ninebanded armadillo from the primitiva streakstage to birt, with especial reference to the question of specific polyembryony. Journ. of Morph., Vol. 21 (1910).*
72. **Normann, W.**, *Segmentation of the nucleus without segmentation of the protoplasma. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 3 (1896).*
73. **Pflüger, E.**, *Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Arch. f. Physiol., Bd. 10 (1875).*
74. **Popoff, M.**, *Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellforsch., Bd. 1 (1908).*
75. — *Ueber den Einfluß chemischer Reagentien auf den Funktionszustand der Zelle. Sitz.-ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. in München, 1909.*
76. — *Experimentelle Zellstudien. II. Ueber die Zellgröße ihre Fixierung und Vererbung. Arch. f. Zellforsch., Bd. 3 (1909).*
77. — *Experimentelle Zellstudien. III. Ueber einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle. Ebenda, Bd. 4 (1909).*

78. **Preyer, W.**, *Die Hypothesen über den Ursprung des Lebens. Naturwiss. Tatsachen und Probleme, Berlin 1880.*
79. **Przibram, H.**, *Experimental-Zoologie. Regeneration. Leipzig u. Wien, Fr. Deuticke, 1909.*
80. **Rautmann, H.**, *Einfluß der Temperatur auf das Größenverhältnis des Protoplasmakörpers zum Kern. Experimentelle Untersuchungen an Paramaecium caudatum. Arch. f. Zellforschung, Bd. 2 (1909).*
81. **Richter, H.**, *Zur Darwinischen Lehre. Jahrb. d. ges. Med., Bd. 126 (1865).*
82. — *Die neueren Kenntnisse von den krankmachenden Schmarotzerpilzen. Ebenda, Bd. 151 (1871).*
83. **Rosner, A.**, *Sur la genèse de la grossesse gemellaire monochoriale. Bull. Ac. d. Sc. Cracovie 1901.*
84. — *O powstawaniu ciąży bliźniaczej monochorialnej. Rozpr. Akad. Umiej. Wydz. mat. przyrodn. Kraków 1901.*
85. **Roux, W.**, *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig, Engelmann, 1895.*
85a. — *Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaften. Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech., H. 1 (1905).*
86. — *Die angebliche künstliche Erzeugung von Lebewesen. Umschau 1906.*
87. **Schultz, E.**, *Ueber das Verhältnis der Embryonalentwicklung und Knospung. Biol. Ctbl., Bd. 22 (1902).*
88. — *Ueber Reduktionen. II. Hungererscheinungen bei Hydra fusca L. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 21 (1906).*
89. **Seeliger, O.**, *Natur und allgemeine Auffassung der Knospenfortpflanzung bei Metazoen. Verhandl. d. Deut. Zool. Ges., VI (1896).*
90. **Siedlecki, M.**, *O budowie leukocytów oraz o podziale ich jądra. Rozpr. Akad. Um., Kraków 1895.*
91. **Della Valle, A.**, *Sur le rajeunissement des colonies de la Diazona violacea Sav. Arch. Ital. Biol., Vol. 5 (1884).*
92. **Verworn, M.**, *Allgemeine Physiologie, 5. Aufl., Jena (Fischer) 1909.*
93. **v. Wagner, Fr.**, *Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma nebst allgemeinen Bemerkungen. Zool. Jahrb., Bd. 4 (1891).*
94. — *Ungeschlechtliche Fortpflanzung. Beitrag zu Graffs Turbellaria. In Bronns Klassen und Ordnungen, IV B (1904—1908).*
95. **Wallengreen, H.**, *Zur Kenntnis des Neubildungs- und Resorptionsprozesses bei der Teilung der hypotrichen Infusorien. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 15.*
96. **Weismann, A.**, *Ueber Leben und Tod, eine biologische Untersuchung, 2. Aufl., Jena, Fischer, 1884.*
97. **Whitney, D. D.**, *The influence of external factors in causing the development of sexual organs in Hydra viridis. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 24 (1907).*
98. **Woodruff, L.**, *An experimental study on the life history of hypotrichous Infusoria. Journ. of exper. Zool., Vol. 2 (1905).*
99. — *Further studies on the life cycle of Paramaecium. Biol. Bull., Vol. 17 (1909).*
100. — *The effect of excretion products of Paramaecium on its rate of reproduction. Journ. of exper. Zool., Vol. 10 (1911).*
101. — *Two thousand generations of Paramaecium. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 21 (1911).*
102. **Zülzer, M.**, *Bau und Entwicklung von Wagnerella borealis Mereschk. Arch. f. Protistenkunde., Bd. 17 (1909).*

IV. Die geschlechtliche Zeugung.

A. Der Begriff der geschlechtlichen Zeugung und des Geschlechts.

Im vorhergehenden Kapitel haben wir die vegetative Zeugungsform kennen gelernt, bei welcher die neue Generation aus einer morphologischen, von einem Organismus erzeugten Einheit entsteht, ohne daß sich an diesem Zeugungsakte irgendwo produzierte Elemente

beteiligen[1]). Die sexuelle Zeugungsform charakterisiert sich dagegen dadurch, daß an der Bildung der morphogenetischen Anlage einer neuen Generation in der Regel zwei Elemente teilnehmen[2]). Die sich an diesem Zeugungsakt beteiligenden Elemente nennen wir Geschlechts- oder Sexualelemente. Sie werden gewöhnlich von zwei verschiedenen Organismen produziert, können aber bei manchen Formen auch von einem und demselben Individuum hervorgebracht werden, solche Individuen nennen wir Hermaphroditen. Das Zusammenwirken von zwei Geschlechtselementen an dem Entwicklungsgeschehen äußert sich in morphologischer Hinsicht durch Kopulation, bei der sicher gewisse physiologische Wechselbeziehungen stattfinden müssen. Die Kopulation ist entweder ein temporärer Vorgang oder führt zu einer definitiven Verschmelzung von zwei morphologischen Einheiten. Bei den Protozoen, bei denen der ganze Organismus aus einer einzigen Zelle besteht, nehmen an der Kopulation oft ganze Organismen teil, ohne daß sich in ihnen vorher eine morphologische Veränderung nachweisen ließe; sehr verbreitet sind jedoch solche Protozoenformen, bei denen die Organismen auffallende Differenzierungsprozesse vor der Kopulation durchmachen, so daß man dort wirklich von Geschlechtselementen sprechen kann.

An der Kopulation können bei den Protozoen Elemente, resp. Individuen teilnehmen, welche eigentlich morphologisch sich in keiner Weise voneinander unterscheiden — in anderen Protozoengruppen dagegen können die morphologischen Differenzen sehr leicht nachgewiesen werden. Man muß jedoch bei der Beurteilung dieser Erscheinungen immer beachten, daß wir, auch wenn sich keine wahrnehmbaren morphologischen Unterschiede nachweisen lassen, dennoch nicht berechtigt sind anzunehmen, daß die betreffenden Individuen wirklich vollkommen gleichartig sind. Es können in der lebenden Materie der beiden Organismen sogar tiefgreifende chemische oder physiologische Unterschiede vorhanden sein und den Umwandlungen, welche die Kopulation dieser Organismen in der lebendigen Substanz veranlaßt, zugrunde liegen. Wir haben bereits im vorhergehenden Kapitel darauf hingewiesen, daß manche sich längere Zeit vegetativ vermehrende Individuen in ein Depressionsstadium geraten, welches durch Kopulation von zwei Individuen beseitigt werden kann. Die an dem Kopulationsvorgang teilnehmenden Infusorien zeigen in morphologischer Beziehung keinen Unterschied untereinander, ich bin aber dennoch von der Richtigkeit der Behauptung von Calkins (12) überzeugt, daß wir es hier mit zwei wesentlich verschiedenen Individuen zu tun haben.

In der Protistenwelt kommen zahlreiche Formen vor, welche einen deutlichen Dimorphismus aufweisen, und es ist in bezug auf unser Problem von besonderer Wichtigkeit, daß an dem Kopulationsakt nicht gleichartige, sondern eben differente Individuen teilnehmen. Boveri (9) zitiert *Eudorina elegans* als Beispiel für diese Erscheinung, da bei dieser Tiergruppe die in Kolonien lebenden Organismen zwei

---

1) Eine Ausnahme von dieser Regel werden die Pfropfbastarde bilden, welche ihre Genese zwei elterlichen Organismen verdanken, und doch vegetativ erzeugt sind. Darauf werden wir im Kapitel über Vererbung näher eingehen.

2) Parthenogenese, welche von dieser Regel eine Ausnahme bildet, sowie ihr Verhältnis zu der geschlechtlichen Zeugung werden wir noch weiter unten speziell besprechen.

Typen aufweisen, die sich durch ihre Größe und Gestalt voneinander beträchtlich unterscheiden. An dem Verschmelzungsakt nimmt immer eine kleine und eine große Zelle teil. Boveri (9, p. 28) schreibt darüber: „Hier haben wir also die ersten Eier, die ersten Spermatozoen; aber jedes Individuum der weiblichen Kolonie repräsentiert ein Ei, jedes der männlichen ein Spermatozoon.“ Aber auch in einzelligen, in Kolonien lebenden Organismen haben wir den Prototyp der Verteilung der Lebensfunktionen in der Art, daß die einen elementaren Organismen nur die Fortpflanzungstätigkeit, die anderen dagegen andere vegetative Funktionen übernehmen. Diese Verhältnisse sehen wir z. B. bei *Volvox*. Aber außer männlichen und weiblichen Elementen unterscheiden wir hier Propagationseigenschaften, denen ausschließlich vegetative Funktionen zukommen.

Wir haben gesehen, daß in der Anordnung und Einrichtung der sexuellen Erscheinungen in der Tierwelt sich zahlreiche Uebergangsformen nachweisen lassen, es ist jedoch zu beachten, daß es noch lange nicht bedeutet, daß dieser Kontinuität der Uebergangsformen ein phylogenetischer Zusammenhang zugrunde liegen müßte, was bereits von manchen Autoren behauptet wurde. Darauf wollen wir jedoch nicht näher eingehen, da dieses Thema eigentlich nicht hierher gehört.

Bei den Metazoen, wo die Verteilung der physiologischen Arbeit noch deutlicher als bei den in Kolonien lebenden Protisten auftritt, finden wir bekanntlich gewisse Organe, welche die Geschlechtstätigkeit des Organismus besorgen. Die in den betreffenden Organen (Geschlechtsdrüsen, Gonaden) produzierten Geschlechtselemente sind von zweierlei Typus — wir nennen sie weibliche und männliche Geschlechtselemente. Ihren Bau, ihre Struktur und ihre physiologischen, prinzipiell verschiedenen Eigenschaften werden wir weiter unten näher kennen lernen. Es genügt vorläufig die allgemeine Bemerkung, daß die weiblichen Elemente im Ooplasma in der Regel eine größere oder kleinere Menge von Dottermaterial enthalten, welches für den sich entwickelnden Keim als Nahrungsstoff bestimmt ist, daß dagegen die männlichen Elemente ihren plasmatischen Teil verhältnismäßig zurückbilden und bei ihren relativ geringen Dimensionen eine eminente Beweglichkeit erlangen, die bei der Ausführung ihrer physiologischen Funktionen als Ausdruck der Anpassung gelten muß. Diese zwei Typen der Geschlechtszellen entstehen entweder in ganz besonderen Gonaden, oder in besonderen Teilen eines und desselben Organs (Zwitterdrüse). Bei der Mehrzahl der tierischen Formen sind die weiblichen und die männlichen Geschlechtsdrüsen nicht in einem und demselben Organismus entwickelt, sondern es gibt Individuen mit nur männlicher und andere mit nur weiblicher Geschlechtsdrüse, kurz gesagt, männliche und weibliche Individuen. Wir gelangen hiermit zu dem Begriff des Geschlechtes. Aus dem Obigen geht deutlich hervor, daß das Kriterium des Geschlechtes in der Fähigkeit besteht, männliche oder weibliche Elemente zu produzieren. Diejenigen Organismen, welche ihrer Struktur nach befähigt sind, die beiden Arten der Geschlechtselemente zu erzeugen, nennen wir hermaphroditische Individuen.

So einfach auch diese Definition erscheint, wird sie doch oft vergessen oder anders aufgefaßt, und es ergeben sich daraus

in der Literatur mannigfache Mißverständnisse, welche oft zu einer Verwirrung in der Erklärung der Erscheinungen auf dem Gebiete der Zeugungsphysiologie führen.

Außer den oben besprochenen Merkmalen, welche die männlichen und die weiblichen Individuen von einander unterscheiden, sind oft noch andere äußere Kennzeichen vorhanden, welche als sekundäre Geschlechtsmerkmale bezeichnet werden können. T. H. Morgan (77, p. 416) weist darauf hin, daß diejenigen Individuen, welche ihre Geschlechtsprodukte nach außen ins Wasser entleeren, gewöhnlich keine deutlich wahrnehmbaren sekundären Geschlechtscharaktere aufweisen. Dagegen bei geschlechtlich miteinander verkehrenden Formen stehen diese sekundären Geschlechtsmerkmale in erster Reihe mit den Genitalorganen, außerdem jedoch auch mit verschiedenen anderen Organen des Körpers im Zusammenhang [1]). Sowohl die Dimensionen der Organismen, als auch die innere Struktur einzelner Organe kann bei beiden Geschlechtern verschieden sein. Es würde zu weit führen, wenn ich die morphologischen Unterschiede bei verschiedensten Tierformen hier aufzählen und besprechen wollte, und ich verweise deshalb in dieser Beziehung auf die Lehr- und Handbücher der Zoologie, wo diese Differenzen bei der Besprechung der einzelnen Tierformen Berücksichtigung finden.

Neben den morphologischen sekundären Geschlechtscharakteren treten auch physiologische Unterschiede auf. Die allgemeinen Merkmale des physiologischen Lebens, besonders der Stoffumsatz, sind sehr oft, wenigstens in quantitativer Hinsicht, verschieden. Wir werden im Laufe unserer Erörterungen Formen kennen lernen, bei denen die beiden Geschlechter eine ganz verschiedene Lebensweise führen. Oft sind z. B. die vegetativen Organe bei den Männchen sehr stark rückgebildet, so daß diese (z. B. bei Cirripedien) parasitisch auf dem Weibchen leben. Als konstant auftretender physiologischer Unterschied sind diejenigen Merkmale zu nennen, welche mit dem Geschlechtsleben der Tiere im Zusammenhang stehen. Die Richtung des Geschlechtstriebes, die bei gewissen Tiergruppen auftretenden Brunstmerkmale, das Verhalten bei der Kopulation, die Brutpflege, das sind alles Eigentümlichkeiten, welche beim männlichen und beim weiblichen Geschlecht anders zum Ausdruck gelangen.

Alle die morphologischen wie physiologischen sekundären Geschlechtscharaktere sind mit dem primären Geschlechtskennzeichen korrelativ verbunden, so daß sie in der Regel eine einheitliche Merkmalgruppe bilden; da jedoch oft Abweichungen in der Gruppierung dieser Korrelationscharaktere vorkommen können, darf man nicht vergessen, daß eigentlich nur das primäre Geschlechtsmerkmal, d. i. die Fähigkeit der Produktion einer bestimmten Art sexueller Elemente das Kriterium bei der Geschlechtsbestimmung bildet.

---

1) Diese Regel gilt selbstverständlich nicht ohne gewisse Einschränkungen. Es sind z. B. viele Fischarten bekannt, deren beide Geschlechter sich wesentlich voneinander unterscheiden.

B. Die Bedingungen der Geschlechtstätigkeit in den Sexualdrüsen.

Die Geschlechtstätigkeit und ihre Intensität ist sowohl von inneren als auch äußeren Bedingungen, unter welchen das Leben des Individuums verläuft, abhängig.

1. Die inneren Bedingungen der Geschlechtstätigkeit.

a) Der Entwicklungsgrad des Geschlechtsapparates.

Dieser ist selbstverständlich die erste Vorbedingung der sexuellen Funktion des Individuums. Hier ist eine wichtige Tatsache zu beachten, daß neben anomaler Sistierung der Entwicklung des Geschlechtsapparates, welche als Mißbildung gilt und bei allen Tieren vorkommen kann, auch regelmäßige nicht hinreichende Entwicklung dieses Systems bei manchen Individuen in bestimmten Tierformen vorkommt. Bei den Insekten, bei Bienen, Ameisen, Termiten u. a. ist es allgemein bekannt, daß hier die Entwicklung der Geschlechtsdrüse und der Geschlechtswege auf frühem Entwicklungsstadium sistiert wird, so daß bei diesen Individuen die sexuelle Tätigkeit das ganze Leben hindurch nicht stattfindet, obschon in diesen Organismen die Anlagen des Geschlechtsapparates vorhanden sind. Besonders oft begegnen wir dieser Erscheinung bei denjenigen Tieren, die in Staaten und Kolonien leben. In Kolonien und Kormen, bei denen die Arbeitsteilung der Lebensfunktion sehr oft streng durchgeführt ist, werden bei gewissen Individuen eines solchen Kormus die Geschlechtsorgane überhaupt nicht angelegt.

b) Das Alter des Individuums.

Dieses bildet ebenfalls eine Vorbedingung der Geschlechtstätigkeit, und zwar in dem Sinne, daß diese Funktion bei den meisten Tieren in bestimmtem Alter beginnt und eine bestimmte Zeitdauer aufweist. Gewöhnlich tritt die Geschlechtsreife in den auch somatisch völlig ausgebildeten Individuen auf, sie bleibt demnach in korrelativem Verhältnisse mit dem Entwicklungsfortschritt der übrigen Körperorgane.

Erst nachdem die Geschlechtsreife erreicht ist, treten auch sekundäre physiologische Merkmale in voller Entfaltung auf. Das gilt z. B. als Regel für den Geschlechtstrieb und nur in seltenen Fällen (Capitelliden, Acarinae vgl. unten das Kapitel über die Begattung), lassen sich die Erscheinungen des entfalteten Geschlechtstriebes noch vor der Reife der Gonaden konstatieren.

Wenn bei den meisten Tieren die Geschlechtsreife im korrelativen Verhältnis mit der Entwicklung und Ausgestaltung anderer Organe steht, so sind doch solche Tierformen bekannt, bei denen die Geschlechtsreife eigentlich im embryonalen Zustande der Organismenentwicklung bereits auftritt. Diese Erscheinung wird als Progenese resp. als Neotenie bezeichnet; diese beiden Typen unterscheiden sich nur quantitativ voneinander, und diesen Unterschied hat Giard am besten präzisiert. Progenese ist eine Erscheinung, welche darauf beruht, daß die Entwicklung der ganzen Organisation

frühzeitig stehen bleibt und nur die Geschlechtsdrüse ihre Reife erreicht; das Tier trägt dabei den larvalen resp. embryonalen Charakter zur Schau. Der eigentliche Grund der Progenese scheint also demnach in der zu frühen Reife der Gonaden zu liegen. Bei der Neotenie dagegen läßt sich die Hemmung nur in einzelnen Organen feststellen, während die Geschlechtsdrüse und andere Organe ihre volle Entwicklung erreichen. Manche Autoren (E. SCHULTZ, 100) legen viel Gewicht auf diesen Unterschied; wir müssen aber damit rechnen, daß in der Literatur die beiden Begriffe Neotenie und Progenese eigentlich fast in demselben Sinne gebraucht werden. Mir scheint es auch, daß der Unterschied nur quantitativ ist und daß eine genaue Abgrenzung der beiden Begriffe oft schwer durchführbar erscheint. BOAS (6) unterscheidet drei Typen der Neotenie: Im ersten Typus verbleibt der ganze Körper auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe, während die Geschlechtsapparate schon reif geworden sind, im zweiten ist der Entwicklungsfortschritt bei verschiedenen Organen ungleichmäßig, dabei jedoch die Geschlechtsdrüse am weitesten in der Entwicklung fortgeschritten, im dritten Typus endlich ist in der Zeit der Geschlechtsreife die Entwicklung gewisser Organe gehemmt. Ein klassisches Beispiel der Neotenie bildet in der Amphibiengruppe der Axolotl. Dieses zu der Familie der Salamandridae gehörende Amphibium bewahrt in seiner Körperkonstitution in der Regel sein ganzes Leben hindurch die larvale Form, so daß es z. B. die Kiemen das ganze Leben hindurch nicht verliert. Diese Larve produziert jedoch Geschlechtselemente, welche den Ausgangspunkt für die Entwicklung der nächsten vollständig ausgereiften Generation bilden. Es wurde jedoch festgestellt (FILIPPI [29], CHAUVIN [13], SHUFELDT), daß unter gewissen Lebensbedingungen gezüchtete Tiere die ganze Metamorphose durchmachen können und sich zu vollkommen ausgebildeten Amphibien entwickeln, so daß sie mit der Salamandridengattung (*Amblystoma*) übereinstimmen. Darin liegt ein Beweis dafür, daß der Axolotl wirklich nur eine Larve repräsentiert, welche imstande ist, Geschlechtselemente zu erzeugen.

Von prinzipieller biologischer Wichtigkeit sind die vor kurzem veröffentlichten schönen Versuche von P. KAMMERER (53), welchem es gelungen ist, die Neotenie künstlich an *Alytes obstetricans* hervorzurufen. Er versuchte zu diesem Zwecke, das Larvenleben bei dem genannten Tiere zu verlängern, und zwar auf Grund seiner früheren Erfahrung mit Hilfe folgender äußerer Faktoren: Dunkelheit, niedrige Temperatur (10—12°), Luftreichtum, große Quantität und Ruhe des Wassers, intensive Nahrungszufuhr, wenn der Normaltermin der Metamorphose herrannahte, nach vorausgegangener streng regelmäßiger, aber etwas knapper Ernährung. Bei Anwendung dieser Mittel gewinnt man Riesenlarven, welche mehrere Jahre im Wasser leben, ohne sich zur Metamorphose vorzubereiten. Wenn die Tiere weit über die zu erwartende Zeit der Verwandlung hinaus verharren (Fig. 54) und doch zur Geschlechtsreife nicht gelangen, so haben wir nach KAMMERERS Terminologie mit partieller Neotenie zu tun. Durch kombinierte Anwendung aller oben aufgezählten Faktoren, welche behufs Hinausschiebung der Metamorphose zu Gebote stehen, ist es ihm gelungen, in einem Falle bei einer *Alytes*-Larve eine totale Neotenie in dem Sinne zu erzielen, daß die Geschlechtsreife noch vor der Metamorphose erreicht wurde (Fig. 53). Die Geschlechtsreife ist dabei nicht nur aus

der Größe der Larve, die über 4 Jahre alt war, erschlossen, sondern auch durch den künstlich zustande gebrachten Fortpflanzungsakt bewiesen worden.

Ein lehrreiches Beispiel der Neotenie liefern uns die in den Termitenkolonien herrschenden Verhältnisse (Grassi). Wenn der König oder die Königin, d. h. die vollkommen entwickelten, geschlechtlich ausgebildeten Tiere, in einer Kolonie verunglücken, entwickelt sich eine von den Nymphen, d. i. von denjenigen Tieren, deren Entwicklung auf früherem Stadium gehemmt worden ist, zum Ersatzkönig resp. zur Ersatzkönigin. Der unentwickelte und nur angelegte Geschlechtsapparat gelangt jetzt zur vollständigen Entfaltung und Reife, das „Soma" persistiert jedoch auf larvalem Stadium, so daß wir wieder mit der Neotenie zu tun haben.

Auch die vor kurzem von Grassi veröffentlichten Beobachtungen an Phylloxeriden verdienen in dieser Beziehung Beachtung. Er hat nämlich festgestellt, daß sich die Entwicklung der Flügel und des Darmkanals auf verschiedenen Entwicklungsstadien zum Stillstand bringen läßt, wenn sich die Gonaden früher entwickeln. Daraus resultieren also die neotenischen Tiere.



Fig. 53.



Fig. 54.

Fig. 53. Totale, künstlich hervorgerufene Neotenie von *Alytes*. Nach Kammerer (53).

Fig. 54. Partielle, künstlich hervorgerufene Neotenie von *Alytes*. Nach Kammerer (53).

Vorzeitige sexuelle Reifung der Tiere findet man auch bei parthenogenetisch, d. i. ohne vorangehende Befruchtung sich fortpflanzenden Tierformen. Die Entwicklung der nächsten Generation beginnt hier gewöhnlich noch im Innern der Mutterlarve, so daß daraus Larven im Larvenkörper resultieren. Diese Erscheinung wurde zuerst von Wagner (114) im Jahre 1862 bei den Cecidomyien beschrieben und später von Baehr als Pädogenese bezeichnet. Die Mutterlarve wird oft in solchen Fällen von den jungen Larven zerstört. Zwischen der Pädogenese und der Neotenie besteht der Unterschied, daß bei der ersteren stets die parthenogenetische Fortpflanzung, bei der Neotenie die sexuelle stattfindet.

Zu dieser Kategorie der Erscheinungen, bei denen die Geschlechtsreife nicht in gewöhnlichem korrelativen Verhältnisse zu der Entwicklung des somatischen Organismusteiles steht, muß auch die von Chun (14) als Dissogonie beschriebene Erscheinung gerechnet werden. Der genannte Autor hat nämlich festgestellt, daß bei der

Rippenqualle *Bolina hydatina* die Geschlechtsreife zweimal im Leben stattfindet. Zum ersten Male wurde sie von CHUN (14) im larvalen Stadium, wo die Larve $1/2$ mm groß ist, konstatiert; in diesem Stadium legt die Larve Eier ab. Nach der Eierablage vollzieht sich die Degeneration der Gonade, doch entwickelt sich diese wieder beim ausgewachsenen Tiere. Die sich aus den von der Larve abgelegten Eiern entwickelnden Tiere unterscheiden sich nicht von denjenigen, welche ihre Genese den Geschlechtselementen ausgewachsener Tiere verdanken. Die vorzeitige, bereits bei den Larven hier auftretende Geschlechtsreife erklärt CHUN (14) durch die höhere Temperatur der oberen Wasserschichten des Meeres, in denen die Larven leben. Die Erscheinung der Dissogonie ist demnach dadurch charakterisiert, daß zwei Perioden der Geschlechtsreife durch eine Zeit unterbrochen sind, wo die Gonaden eigentlich nicht existieren, so daß sie für die zweite Periode der Geschlechtsreife neugebildet werden müssen.

Bei denjenigen Tieren, bei denen die Geschlechtstätigkeit in der vollen Entwicklung ihres Somas beginnt, dauert sie in der Regel nicht das ganze Leben hindurch, sondern hört bei älteren Individuen auf. Bei höheren Wirbeltieren und beim Menschen treten im höheren Alter, besonders beim weiblichen Geschlecht, Degenerationserscheinungen der Geschlechtsdrüsen auf, welche nicht selten auch von einer partiellen Involution des übrigen Geschlechtsapparates begleitet werden. Bei vielen Tieren läßt sich besonders bei den Weibchen die Altersgrenze für die sexuelle Tätigkeit ziemlich scharf bestimmen, bei Männchen sind hier die individuellen Schwankungen beträchtlicher. Wie einerseits das Alter des Individuums seine Geschlechtstätigkeit beeinflußt, so wird andererseits auch der Lebensprozeß bei vielen Typen durch die Geschlechtstätigkeit selbst beeinflußt. Es ist wohl bekannt, daß oft nach vollzogener Geschlechtstätigkeit das Leben des Individuums sein Ende erreicht, eine bei den Insekten häufig beobachtete Erscheinung. Bei vielen Würmern sind, wie wir noch im Kapitel über Begattungsverhältnisse erwähnen werden, für die Geschlechtselemente keine präformierten Ausführwege vorhanden, so daß das Tier bei der Entleerung der Sexualprodukte durch Dehiszenz der Körperwand zugrunde geht.

c) Konstitutionelle Bedingungen der Geschlechtstätigkeit im Zusammenhang mit den elterlichen Organismen. (Sterilität der Bastarde.)

Es wurde mehrfach die Beobachtung gemacht, daß die Fruchtbarkeit bei einzelnen Individuen der gegebenen Art sehr verschieden ist, was offenbar mit gewissen konstitutionellen Anlagen im Zusammenhang steht. Bei Menschen wurde wiederholt festgestellt, daß die Fruchtbarkeit gewisser Familien größer ist, so daß dieser Umstand den Eindruck macht, daß es sich hier um eine Vererbung einer individuellen Eigenschaft gewisser Konstitutionen handelt. Andererseits wurde ebenfalls beim Menschen beobachtet, daß besonders die zur „famille neuropathique“ gehörenden Individuen gewöhnlich eine herabgesetzte Fruchtbarkeit aufweisen. Oft ist dieser Erscheinung zuzuschreiben, daß die sich vererbende herabgesetzte Resistenz des Nervensystems im Laufe einer ganz kurzen Generationsreihe durch Unfruchtbarkeit der Individuen erlischt. Dasselbe wurde noch bei

verschiedensten Zeichen der Degeneration konstatiert, so daß die Annahme berechtigt erscheint, daß die Fertilität der Individuen mit der Konstitution des Organismus in enger Verbindung steht.

Einen speziellen Fall des Einflusses der Konstitution auf die Geschlechtstätigkeit bildet das sexuelle Verhalten der Bastarde. Es ist eine längst bekannte Tatsache, daß die Fertilität der Bastarde oft beträchtlich herabgesetzt erscheint.

α) Beobachtungen an **Pflanzen** lehren uns, daß viele Bastarde nur taube Pollen besitzen, und daß sich bei ihnen nur ganz selten Samenknospen entwickeln, eine Erscheinung, welche gewöhnlich mit der ungenügenden Entwicklung der männlichen Geschlechtselemente im Zusammenhang steht. Eine Entwicklung kann nur dann stattfinden, wenn die weiblichen Geschlechtselemente der Bastarde mit den Pollen der reinen Kultur bestäubt werden. Als extremes Beispiel der Sterilität zitiert Jost (52) manche *Rhododendron-*, *Epilobium-* und andere Bastarde, welche überhaupt keine Blüten mehr bilden. Es ist aber bei der Beurteilung des Problems der Hybridensterilität immer zu beachten, daß diese Erscheinung keine Allgemeingültigkeit für alle Kreuzungskombinationen besitzt. Im Gegenteil, es gibt zahlreiche Bastarde, welche sich durch vollkommene Fertilität auszeichnen. Die eventuelle Sterilität hängt also in hohem Grade von den zur Kreuzung verwendeten Arten ab, ein für die Erforschung der kausalen Momente der Hybridensterilität wichtiger Umstand, da man bisher der Frage nur von der cytologischen Seite näher zu treten versuchte und ausschließlich aus diesen Forschungsergebnissen Schlüsse auf die physiologischen Eigenschaften ableitete. Sehr wichtig erscheinen mir in dieser Hinsicht die Arbeiten von G. Tischler (112—113), welcher sich in seinen kürzlich erschienenen Arbeiten mit den Ursachen der Sterilität bei mehreren Bastardformen befaßt.

In seiner ersten Arbeit untersuchte er die Pollenentwicklung sowohl bei dem fertilen *Ribes intermedium*, als auch bei den sterilen Bastardformen von *Ribes Schneideri* (= *R. grossularia* × *nigrum*) und verglich die Resultate miteinander. Bekanntlich entstehen die Pollenkörner in jenen Teilen der Staubblätter, die wir Antheren nennen. Die in den Antheren enthaltenen Pollensäcke verdanken ihre Genese aufeinanderfolgenden Teilungen der hypodermalen Zellschicht der Anthere, die mehrere Lagen bildet. In der Mitte des Organs liegen jetzt die sogenannten Pollenmutterzellen, deren jede vier Pollenkörner erzeugt. Diese Zellen sind von mehreren Zellschichten umgeben, deren innerste, die sogenannte Tapetenschicht, die Ernährung der sich entwickelnden Pollenkörner besorgt. Bei den Untersuchungen mußten, wie aus obiger Skizze des Pollenstammorgans ersichtlich ist, hauptsächlich die Pollenmutterzellen und die Tapetenschichte berücksichtigt werden. Tischler (112) fand nun, daß die Chromatinanordnung während der Vermehrung der Pollenmutterzellen nicht als Ursache der Untauglichkeit der Pollenkörner betrachtet werden kann. „Die Sterilität ist vielmehr in der Plasmaarmut der Zellen begründet, die höchstwahrscheinlich durch eine ungenügende Ernährung der ganzen Organe bedingt ist" (Tischler, 112, p. 573). In seiner zweiten Arbeit (113) über die Entwicklung des sporogenen Gewebes bei den sterilen Bastarden beschäftigte er sich mit den Bastarden verschiedener Arten von *Mirabilis potentilla* und *Syringa*. Es wurden dabei vollkommen sterile Bastardformen gewählt, sowie auch solche, welche nur in gewissem Umfange Sterilität aufweisen. In zutreffender Weise richtete Tischler seine Studien auch auf die Entwicklung der Tapetenzellen, um zu sehen, ob sich nicht eine Ungleichmäßigkeit in der Ausbildung der genannten Elemente und des

sporogenen Gewebes herausstellt. Die Untersuchungen wurden auch auf die Eltern (Stammorganismen) erweitert, wodurch selbstverständlich der Vergleich der fertilen Geschlechtselemente mit den sterilen ermöglicht wurde.

Die Resultate der neuen, gründlichen Arbeit von TISCHLER (113) bestätigten und erweiterten die Ergebnisse seiner früheren Forschungen: es wurde hier wieder festgestellt, daß die Sterilität der Hybriden mit der atypischen Chromatinanordnung nicht zusammenhängt. Die Sterilität der Bastarde hält TISCHLER für durchaus relativ. Sie ist auf Grund der Studien dieses Forschers dadurch bedingt, „daß zwei Sexualzellen zusammengetreten sind, die eine nicht identische Entwicklungs r i c h t u n g oder - t e n d e n z besitzen. Einmal ist der bei der Fusion ausgelöste Anreiz zu gering, ein andermal wieder zu groß, vor allem aber kommt die erforderliche Ausgleichung niemals zustande, so daß der ganze Ablauf einer normalen Ontogenese gut gelingen könnte. Beim Eintritt des Individuums in den besonders ‚kritischen' Zeitpunkt der generativen Phase wird sich dann die starke ‚Harmoniestörung' auch äußerlich dokumentieren". Diese Harmoniestörung ist durch die Störung der Kernplasmarelation in den Elementen des sich entwickelnden Keimes bedingt.

Es ist sehr wichtig, daß sowohl bei den sterilen Mutanten (TISCHLER), wie auch bei Pflanzen, welche in veränderten äußeren Lebensbedingungen kultiviert wurden und unfruchtbar geworden sind, die Produktion der Geschlechtselemente ebenfalls gewisse Abweichungen aufweist. Daß die Sterilität durch Kultur hervorgerufen werden kann, wurde bereits im Jahre 1816 von GALLESIO erwähnt, auch DARWIN hat in seinen Studien über Variieren der Tiere und Pflanzen darauf hingewiesen. WILLE (123) betont ausdrücklich, daß die Sterilität bei Kulturpflanzen häufig sich genau so wie bei Bastarden in den Störungen der Pollenbildung zeigt. Die Verkümmerung der Pollenorgane bei den kultivierten Pflanzen wurde weiter von GUIGNARD (39) und FAMILIER hervorgehoben. Neuerlich hat wieder TISCHLER (113) konstatiert, daß bei *Syringa persica*, wenn sie in abnormen äußeren Bedingungen kultiviert wird, Sterilität auftritt. „So weist — sagt TISCHLER — alles darauf hin, daß sowohl bei sterilen Pflanzen, wie auch bei Mutanten und gewissen Kulturpflanzen ein gemeinsamer Grund vorhanden ist, der die Pflanzen verhindert, ihre normale Ontogenese zu durchlaufen."

Beachtenswert sind die Ergebnisse der vor kurzem erschienenen Arbeit von E. JANCZEWSKI (51) über die *Ribes*-Bastarde. Der Verfasser kommt zu dem Schluß, daß in manchen Bastardformen (*R. cereum*) der Pollen sehr frühzeitig degeneriert, in anderen Formen dagegen (*Ribes Bethmonti*, *R. sanguineum floribundum*) nicht entsprechend ernährt wird, da die zur Ernährung bestimmten Elemente sich an den Wänden des Sackes überhaupt nicht entwickeln; daß endlich in der dritten Kategorie der Bastarde die entsprechend differenzierten Nährzellen sehr frühzeitig einer Degeneration anheimfallen, und daß infolgedessen auch die Pollenmutterzellen resorbiert werden, bevor noch ihre Teilung angefangen hat.

Alle diese Untersuchungen, welche die kausalen Momente der Sterilität der Bastarde erforschen sollten, können jedoch bisher noch nicht als abgeschlossen gelten, sondern es ist eigentlich nur die nächstliegende Ursache der Sterilität erforscht worden. Es ist recht

wahrscheinlich, daß die von Tischler ausgesprochene Hypothese über die Störung der Kernplasmarelation in dem heterogen gebildeten embryonalen Keim richtig ist — dafür wären aber noch weitere Beweise erwünscht. Die bisher von Tischler (112, 113) und Janczewski (51) erzielten, ganz positiven Forschungsresultate machen es wahrscheinlich, daß bei den Bastarden die Ernährung der Keimelemente und in weiterer Folge die Entwicklungsvorgänge nicht in allen Bastardorganen gleichmäßig verlaufen, und zwar daß in dieser Funktion die Geschlechtsorgane beeinträchtigt werden. Warum jedoch eben dieser Organismusteil betroffen ist, das ist aus den bisherigen Forschungen gar nicht ersichtlich. Weitere Untersuchungen erscheinen also sehr wünschenswert.

Am Schlusse dieses Kapitels möchte ich noch erwähnen, daß anfänglich sterile Bastarde später doch fertil werden können. v. Wettstein (119) hat einen solchen Fall bei *Sempervivum* beobachtet.

β) Bei **Tieren** wurde ebenfalls schon längst die Beobachtung gemacht, daß die Bastarde sehr oft steril sind, oder daß wenigstens ihre Fertilität sehr beeinträchtigt ist. Ein klassisches, jedermann wohlbekanntes Beispiel bildet das Maultier, ein Bastard von Esel und Pferd, von dem allgemein bekannt ist, daß es in der Regel keine Nachkommenschaft zu erzeugen vermag. Aus den langjährigen Beobachtungen an Insekten von Standfuss (106) ist ebenfalls bekannt, daß die Kreuzungen bei diesen Tieren oft sterile Bastarde ergeben, oder die Fertilität derselben stark herabgesetzt ist. Sehr wichtig sind die von A. Lang (63a) begonnenen planvoll angestellten Kreuzungsversuche zwischen verschiedenen *Helix*-Arten: die Experimente, welche sich auf die Fruchtbarkeit der Bastarde beziehen, sind aber bisher noch nicht abgeschlossen. Lang (63a) hat jedoch schon einige Versuche von Rückkreuzungen der Bastarde von *Helix hortensis-nemoralis* mit Individuen der elterlichen Arten vorgenommen und nach seinen Resultaten scheinen sowohl Fruchtbarkeit wie Prosperität (Entwicklungsfähigkeit) der daraus resultierenden Nachkommenschaft sehr beschränkt zu sein.

Uns interessiert hier jedoch hauptsächlich die physiologische Seite der ganzen Erscheinung — wir möchten über die Funktion der Geschlechtsorgane der sterilen Bastarde Näheres erfahren. Die Untersuchungen, welche sich die Erforschung der kausalen Momente der Sterilität der tierischen Hybriden zur Aufgabe stellten, haben in der Zoologie ebenso wie in der Botanik mehr cytologischen Charakter. Die Autoren bemühen sich nämlich um die Lösung der Frage, ob der Funktionslosigkeit der Geschlechtsdrüsen nicht etwa gewisse morphologische Mißbildungen resp. Entwicklungshemmungen im Geschlechtsapparat zugrunde liegen. Abgesehen von geschlechtlich weniger genauen Beobachtungen verdienen die Untersuchungen von Stephan (107) Erwähnung, welcher die Hodenstruktur des Maultiers untersuchte und sich überzeugte, daß in der histologischen Struktur des Hodens sofort der Mangel an organisierten Samenkanälchen (Tubuli seminiferi) auffällt.

Bekanntlich sind die samenbildenden Kanälchen die wichtigsten Bestandteile jedes funktionierenden Hodens. Hier zeigen die epithelartigen Elemente, aus welchen die Hoden zusammengesetzt sind, eine in morphologischer Hinsicht variabel beschaffene Masse, die durch das Bindegewebe nicht regelmäßig geteilt ist. Die Quan-

tität des Bindegewebes ist auch reichlicher, als es in der funktionierenden Geschlechtsdrüse auftritt. Besondere Beachtung verdient aber die Art der Kernvermehrung der epithelialen Massen, in denen oft keine deutlichen Zellgrenzen wahrnehmbar sind, so daß sie ein Syncytium bilden. Die Kerne dieser syncythialen Territorien teilen sich größtenteils nur amitotisch, ausnahmsweise kann man in diesem Gewebe mitotische Kernteilungen finden; doch diese von STEPHAN (107) beschriebenen und abgebildeten Mitosen zeigen keinen regelmäßigen Verlauf. Mir erscheint die Fixierung des Materials (nach den Abbildungen STEPHANS zu beurteilen) nicht vollkommen einwandfrei.

Die genannte Arbeit erschöpft jedoch keineswegs die Fülle der Aufgaben, welche das Problem der Sterilität der Bastarde bietet. Es ist aus diesen Untersuchungen vor allem nicht zu ersehen, ob die oben beschriebenen Veränderungen als Abweichung in der Entwicklung entstanden sind, oder ob zuerst eine normale Ausgestaltung der Struktur und dann erst die Degeneration auftrat. Es wurde ferner die Untersuchung der Ausführungswege und der Anhangsdrüsen unterlassen, auch wäre es von prinzipieller Wichtigkeit zu erfahren, ob die weiblichen Geschlechtsdrüsen des Maultieres normal beschaffen sind, und wie die Struktur der anderen weiblichen Geschlechtsteile aussieht. Die Frage nach der Beschaffenheit der weiblichen Geschlechtsorgane bei dem Maultier ist auch aus dem Grunde sehr wichtig, da es in der Literatur nicht an Hinweisen fehlt, daß der weibliche Maulesel und das weibliche Maultier durch Kreuzung mit einem Hengst oder Esel manchmal Nachkommenschaft hervorbringen können. Aus älteren Beobachtungen von HEBENSTREIT erscheint zwar die Unmöglichkeit der Eierproduktion in den Eierstöcken des Maultieres hervorzugehen, die Sache ist jedoch bisher noch keineswegs erledigt.

Von Wichtigkeit für das Problem der Sterilität sind die Arbeiten von IWANOFF (48, 49) über die Ursache der Unfruchtbarkeit der Zebroiden. Die Untersuchungen dieses Autors beziehen sich sowohl auf das ejakulierte Sperma, als auch auf die Struktur der männlichen Geschlechtsdrüsen. Das Sperma wurde auf möglichst aseptische Weise vermittels eines in die Vagina der Stute eingelegten Schwammes gesammelt, seine Quantität im Meßzylinder bestimmt und sodann mikroskopisch untersucht. Die Untersuchung des Ejakulates ergab nie das Vorhandensein von Samenfäden im Sperma. Die früheren Literaturangaben, besonders diejenigen von EWART, nach welchen das Sperma Samenfäden enthält, beruhen nach der Meinung von IWANOFF wohl auf Irrtum. Auf Schnittpräparaten wurden auch Hoden und Nebenhoden untersucht. Nach seinen Befunden sind die Samenkanälchen und die Kanälchen des Epidymis auffallend eng, und ihre Wände sollen hauptsächlich aus SERTOLIschen Zellen bestehen. Beim Zebroid bleibt jedoch die kanälchenartige Struktur des Hodens unverändert.

Die von IWANOFF für die Sterilität der Bastarde gegebene Erklärung ist eigentlich nur hypothetisch. „Ich habe — schreibt er — hier die Tatsache des Verschlingens der Spermien durch Leukocyten in den Geschlechtsorganen weiblicher Säugetiere im Auge. Davon hatte ich Gelegenheit, mich an meinen Versuchen an Pferden zu überzeugen. In der Literatur finden sich darüber Angaben in den Arbeiten von ROSSI, PLATO und SOBOTTA. Bei der Einspritzung der Spermien unter die Haut oder in die Bauchhöhle wird dieselbe

Erscheinung beobachtet; das Resultat derartiger Injektionen ist das Auftreten einer spezifischen Substanz im Blute des Tieres, des sog. Spermatoxins, welches eine spezifische Wirkung auf die Spermien der Art ausübt, die das Material zur Injektion abgab. Es drängt sich auf diese Weise von selber die Annahme auf, ob nicht die Erscheinung der Ausbildung des Spermatoxins im Blute der Mutter einen Einfluß ausübt. Die Anwesenheit des Spermatoxins müßte auch ungünstig auf die Ausbildung der Geschlechtszellen der Frucht einwirken, und zwar zunächst auf die des männlichen Geschlechtssystems, wobei jedoch in der Entwicklung desselben keine besonderen Abweichungen stattzufinden brauchen, außer der Abwesenheit normaler Spermien und der daraus folgenden degenerativen Veränderung im Bau der Kanälchen (geringer Durchmesser, stärker entwickelte Tunica propria, ausschließliches Vorwiegen Sertolischer Zellen, Eindringen von Lymphocyten in die Kanälchen)."

Es liegen indessen der Hypothese von Iwanoff bisher zu wenige bewiesene Tatsachen zugrunde, so daß sie eigentlich nur den Wert einer persönlichen Anschauung des Autors haben kann. In allen bisherigen an tierischem Material durchgeführten Untersuchungen wurde auch das Weibchen des Bastardorganismus noch zu wenig untersucht. Bei der Literaturumschau hat man den Eindruck, daß die bisherigen Forschungsergebnisse, sowohl diejenigen, welche hier genauer besprochen wurden und die sich auf Säugetiere beziehen, als auch die anderen Forschungen, in welchen die Vögelbastarde untersucht wurden, ergeben, daß die männliche Geschlechtsdrüse nicht normal ausgebildet ist. Leider wissen wir aber bisher überhaupt nicht, warum eben der Geschlechtsapparat bei den Bastarden in seiner Konstitution beeinträchtigt ist.

Als zweiter spezieller Fall, in welchem die Fertilität von den konstitutionellen Verhältnissen der Eltern abhängt, wäre die Inzucht zu erwähnen. Da wir auf dieses Problem noch bei der Vererbungsfrage eingehen werden, werde ich dort auch über Fertilität bei der Innzucht sprechen.

d) Die Periodizität im Sexualleben.

Diese tritt sehr deutlich sowohl im Pflanzen- wie im Tierreiche auf. Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß diese Eigentümlichkeit als Anpassungserscheinung an die Wirkung äußerer Faktoren auf die Organismen aufzufassen ist. Es unterliegt jedoch keinem Zweifel, daß dieser Charakter der Periodizität im Geschlechtsleben so tief in der Natur der lebendigen Materie eingewurzelt ist, daß er nicht mehr als Reaktion der Organismen auf die Einwirkung der äußeren Bedingungen aufgefaßt werden kann, sondern vielmehr als eine der inneren Eigentümlichkeiten der betreffenden lebendigen Materie.

α) Bei **Pflanzen** wurden sehr interessante Beobachtungen von Forschern gemacht, die sich mit der Pflanzengeographie befassen. Schimper (98) hebt in seinem Werke hervor, daß Blüten und Laub bei den meisten Pflanzen einen gewissen Antagonismus aufweisen und sich entweder zeitlich oder räumlich getrennt zu entwickeln pflegen. Dieser Antagonismus läßt sich nicht in allen Fällen darauf zurückführen, daß dem Laube die Rolle zufällt, Nährstoffe für die Erzeugung von Blüten und Früchten zu bilden, da z. B. bei Rhizompflanzen und

Holzgewächsen die Blütenbildung der Laubbildung vorausgeht. In diesem Falle muß sie offenbar auf Kosten vorjähriger Reservestoffe stattfinden.

Die zeitliche Trennung der vegetativen und der sexuellen Periode wird dadurch erreicht, daß beide an ungleiche Jahreszeiten gebunden sind. „Die Blütezeiten tropischer Gewächse sind, wie Belaubung und Entlaubung, von den Jahreszeiten um so weniger abhängig, je weniger letztere klimatisch voneinander abweichen. Die das ganze Jahr blühenden Arten sind in den Gebieten mit nahezu gleichmäßigem Klima am häufigsten.“ (SCHIMPER, 98, p. 268.) Daß eine Pflanze das ganze Jahr blüht, ist so zu verstehen, daß blühende Stöcke zu jeder Zeit angetroffen werden, und bedeutet nicht, daß ein und derselbe Stock immer Blüten trägt.

Sehr beachtenswert ist die Erscheinung, daß in den Tropen bei wenigen Pflanzen mit kurzer Blütezeit „innerhalb eines mehr oder weniger ausgedehnten, häufig viele Quadratkilometer umfassenden Gebietes sämtliche Stöcke einer Art am selben Tage aufblühen“ (SCHIMPER, 98, p. 270). Zu dieser Pflanzenkategorie gehören drei Arten der Iridaceengattung *Marica*, sodann die Orchidee *Dendrobium crumenatum*. SCHIMPER hat z. B. bei allen Exemplaren dieser Pflanze in Buitenzorg und Umgebung (Westjava) an einem Tage, am 13. Dez. 1889 sämtliche Blütenknospen sich öffnen gesehen. Dieselbe Erscheinung hat er wieder an sämtlichen Exemplaren von *Dendrobium* in Mitteljava am 19. Jan. 1890 beobachtet.

Aeußerst interessant sind auch die Beobachtungen an denjenigen Pflanzen, die in Abständen von mehreren Jahren ihre Blütenperioden durchmachen. So blühen nach SCHIMPERS Angaben die Bambusen (*Bambusa arundinacea*) in den südbrasilianischen Provinzen St. Catharina und Rio Grande do Sol in Zwischenräumen von 13 Jahren, an der Westküste von Vorderindien in solchen von 32 Jahren. Nach den von SCHIMPER zitierten Angaben von RIDLEY blühen 2 Arten von *Hopea* und vier Arten von *Shorea* mit großer Regelmäßigkeit jedes 6. Jahr. Diese Perioden sollen mit sehr trockenen Jahren zusammenfallen. Bei Verallgemeinerung seiner Angaben hebt SCHIMPER hervor, daß „auf dem reproduktiven Gebiete eine durch innere Ursachen bedingte rhythmische Abwechselung von Ruhe und Bewegung vorhanden ist“.

β) Bei **Tieren** ist die Periodizität in der Geschlechtstätigkeit ebenfalls als ein wichtiger innerer Faktor zu betrachten. Man muß hier allerdings sehr darauf achten, daß man die Periodizität mit der Reaktion auf die Einwirkung der äußeren Welt nicht verwechsle. Am leichtesten ist dies vielleicht bei höheren Tieren, besonders bei den sogenannten Warmblütern, welche dank ihrer Organisation sich von der äußeren Welt ziemlich unabhängig verhalten, gründlicher durchzuführen. Allgemein bekannt ist z. B. die Periodizität der Geschlechtstätigkeit bei weiblichen Individuen. Sie äußert sich sowohl im Verhalten der Genitaldrüsen wie auch im Verhalten der übrigen Genitalien. Periodische in 4-wöchentlichen Zwischenräumen auftretende Reifung der Eier und ihr Austritt aus dem Eierstock, periodische Rückbildungsvorgänge am geplatzten Eierstockfollikel, sodann bestimmte, ungefähr gleichzeitig auftretende physiologische Veränderungen in den Geschlechtswegen, wie menstruelle

Blutabsonderung. Degeneration und Regeneration der Schleimhaut im Uterus — das sind alles Beispiele der physiologischen Periodizität in der Geschlechtstätigkeit der Organismen.

Aber auch bei anderen Tieren muß z. B. die sogenannte Brunstzeit, das Hervortreten der erhöhten Geschlechtstätigkeit, welche im reichlicheren Austritt der Eier aus der Geschlechtsdrüse ihren Ausdruck findet und von gewissen Veränderungen in dem übrigen Geschlechtsapparat begleitet ist, auf dieselbe Erscheinung zurückgeführt werden. W. Heape (40a) hat die Periodizität der Geschlechtstätigkeit bei Säugetieren einer gründlichen Diskussion unterzogen, in welcher besonders die weiblichen Individuen berücksichtigt sind. In der Geschlechtssaison der weiblichen Individuen unterscheidet er folgende Phasen: 1) Prooestrum, in welcher Periode der Geschlechtsapparat sich zu der Geschlechtsfunktion vorbereitet, resp. seine Geschlechtstätigkeit beginnt, 2) Oestrum oder Brunst, d. i. die Phase der eigentlichen Geschlechtstätigkeit, 3) Metoestrum, in welcher Phase der Geschlechtsapparat wieder zur Norm zurückkehrt, 4) Anoestrum, d. i. längere Ruheperiode, resp. Dioestrum oder kurzdauernde Ruheperiode. Die einzelnen hier aufgezählten Perioden zeichnen sich durch bestimmte Veränderungen des Geschlechtsapparates aus. Diejenigen Säugetiere, bei denen in einer Geschlechtssaison nur ein „Oestrum" eintritt, werden als monoestrale Tiere bezeichnet im Gegensatz zu polyoestralen, bei denen mehrere „Oestra" in einer Saison auftreten, die stets durch Dioestrum getrennt sind. Zwischen beiden Kategorien lassen sich Uebergangsformen nachweisen. Die Typen der Periodizität sind durch individuelle und klimatische Faktoren bedingt, können jedoch durch Domestikations- und Zivilisationsfaktoren, wie auch materne Bedingungen (wie Graviditätsdauer) modifiziert werden.

Die Geschlechtstätigkeit, welche bei niederen Tieren auf bestimmte Jahresperioden beschränkt ist, muß in großem Maße auch von der inneren Beschaffenheit der betreffenden lebenden Materie abhängig sein, obschon der Einfluß äußerer Faktoren hier nicht auszuschließen ist.

2. Die äußeren Bedingungen der Geschlechtstätigkeit.

Die Geschlechtstätigkeit wird in ihrer Intensität in hohem Grade von denjenigen Faktoren reguliert, welche auch die Assimilationstätigkeit beeinflussen. Diese Erscheinung wurde sowohl bei Pflanzen als auch bei Tieren festgestellt.

Bei Pflanzen wurden in dieser Beziehung sehr schöne Versuche von Klebs (59) an *Sempervivum Funkii* angestellt. Sie ergaben das wichtige Resultat, daß gewöhnlich diejenigen Faktoren, welche das Wachstum fördern, gerade auf die Geschlechtstätigkeit hemmend einwirken und umgekehrt. Die Resultate der Untersuchungen faßt Klebs folgendermaßen zusammen:

„1) Bei lebhafter Kohlenstoffassimilation im hellen Licht und bei starker Aufnahme von Wasser und Nährsalzen wächst die Pflanze unbegrenzt rein vegetativ, entweder indem die Rosette als solche weiterwächst oder indem sie seitliche Ausläufer erzeugt, die sich in der gleichen Weise verhalten.

2) Bei lebhafter Kohlenstoffassimilation im hellen Licht, aber bei Einschränkung der Wasser- und der Nährsalzabnahme tritt Blütenbildung auf.

3) Bei einer mittleren Wasser- und Nährsalzaufnahme hängt es von der Intensität der Beleuchtung ab, ob Blüten oder vegetatives Wachsen eintritt. Bei schwächerer Lichtintensität (bzw. bei Verwendung von blauem Licht) erfolgt nur Wachsen, bei stärkerer Beleuchtung (bzw. bei Verwendung roten Lichtes) Blühen."

Das tierische Material wurde bisher noch nicht in so ausgiebiger Weise wie in den Versuchen von Klebs an Pflanzen ausgenützt. Aus gelegentlichen Angaben, in den verschiedenen Arbeiten oder Monographien ist zu ersehen, daß die Produktion der Geschlechselemente mit dem allgemeinen Zustand des Organismus im Zusammenhang steht. Zwar hört die Geschlechtstätigkeit in einem schlecht ernährten Individuum nie vollkommen auf, aber die Beobachtung lehrt, daß sie in diesem Fall stark beeinträchtigt wird. Dagegen in den Organismen, die sich vegetativ und geschlechtlich fortpflanzen, wird durch stärkere Ernährung die vegetative Vermehrung gefördert, beim Hungern dagegen ist die Tendenz zur sexuellen Fortpflanzung größer (Protozoen, Cölenteraten).

Von großer Wichtigkeit ist der Einfluß der klimatischen Bedingungen auf die Geschlechtstätigkeit der Individuen. Vergleicht man die Angaben über die Geschlechtsfunktion der im Meere lebenden Tiere (vgl. in dieser Beziehung die Zusammenstellung der Geschlechtsreife der im Neapler Golf lebenden Tiere von Lo Bianco, 67), so fällt sofort auf, daß die Geschlechtstätigkeit bei einer Anzahl von Tierformen das ganze Jahr fortdauert, dagegen andere Tiere nur eine ganz beschränkte Zeit im Laufe des Jahres Geschlechtselemente produzieren. Vergleicht man weiter die Periode der Geschlechtsreife gewisser Tiere im Neapler Golf mit der analogen Periode bei der Triester zoologischen Station, so geht daraus ohne weiteres hervor, daß die letztere in der Regel bedeutend kürzer ist. Das kann man z. B. bezüglich der Geschlechtsreife des *Echinus microtuberculatus* feststellen. *Antedon rosacea* bildet ebenfalls ein ganz hübsches Beispiel dafür. In Neapel ist diese Comatulide das ganze Jahr hindurch geschlechtsreif, in Triest beginnt (nach Seeliger) die Maturitätsperiode beim *Antedon* erst im Juni und dauert nur einige Monate hindurch.

Sogar kurz andauernde klimatische Störungen sind auf die Geschlechtstätigkeit nicht ohne Einfluß. So habe ich z. B. in Neapel nach einem heftigen, einige Tage lang dauernden Sturm beobachtet, daß die gewöhnlich mit den Sexualelementen gefüllten Gonaden des *Strongylocentrotus lividus* vollkommen leer waren, ein Umstand, welcher deutlich zeigt, daß durch diese klimatischen Faktoren die Entleerung der Gonaden und eine zeitweilige Hemmung der Geschlechtselementenproduktion herbeigeführt wurde.

Ich habe bereits oben darauf hingewiesen, daß es in der bisherigen Literatur an genaueren Anhaltspunkten fehlt, auf Grund deren man die Einwirkung der äußeren Faktoren und die der davon unabhängigen Periodizität der Geschlechtselementenproduktion scharf unterscheiden könnte. Ein Umstand verdient noch Beachtung: die inneren und die äußeren Faktoren wirken zwar in vielen Fällen auf beide Geschlechter in ähnlicher Weise, in zahlreichen Fällen jedoch kann man feststellen, daß die männlichen und die weiblichen Gonaden hier

anders reagieren müssen, da die Geschlechtsreife bei Männchen und Weibchen in verschiedene Jahreszeiten fällt. Ein klassisches Beispiel hierfür bildet *Vespertilio*, dessen männliche Geschlechtselemente im Herbst reif sind, so daß auch die Befruchtung im Herbst stattfindet, während die Produktion der Eier sich erst im Frühjahr vollzieht, so daß die männlichen Geschlechtselemente in weiblichen Geschlechtswegen den Winter überdauern. In gewissen Fällen reagiert nur eine von zwei verschiedenen Gonaden auf die Einflüsse, welche ihre Reifung fördern. Einen Beweis dafür liefert der sogenannte protandrische Hermaphroditismus; es sind Fälle, in denen die männlichen Elemente früher als die weiblichen in Hermaphroditen reifen. Es leuchtet ein, daß die Gonade des einen Geschlechtes anders als die des anderen auf die betreffenden Faktoren reagiert.

C. Die das Geschlecht bestimmenden Momente.

Vom Standpunkte der Physiologie im allgemeinen und besonders vom Standpunkte der Zeugungs- und Entwicklungsphysiologie ist die Frage nach den kausalen Momenten der Geschlechtsentstehung von prinzipieller Bedeutung. Zu dieser Erkenntnis ist man auch in letzter Zeit gelangt, und deshalb ist die Erforschung der die Geschlechtsgenese bestimmenden Momente ein Lieblingsthema der modernen Biologie geworden, so daß die Literatur über dieses Problem gegenwärtig riesig angeschwollen ist. Die monographische Darstellung der Frage bei Pflanzen von Correns (15) und Strasburger (110), bei Tieren von Lenhossék (64), die besonderen Kapitel in den Werken von Delage (18), Morgan (79, 80), von Nussbaum (86), Bateson (4), Häcker (40), Goldschmidt (34) u. a. geben auch übersichtliche Zusammenstellungen der Literatur über die von verschiedenen Gesichtspunkten betrachteten Forschungsergebnisse. Für uns handelt es sich um Verwertung der physiologischen Momente in den bisherigen Untersuchungen.

Das ganze Problem zerfällt nach meiner Beurteilung in zwei Hauptteile.

Erstens muß man fragen, warum bei Individuen, die sich vegetativ und geschlechtlich vermehren können, die geschlechtliche Fortpflanzungsform in gegebenem Fall aufgetreten ist, mit anderen Worten, warum das Tier oder die Pflanze, resp. Tier- oder Pflanzengeneration Geschlechtsindividuum geworden ist.

Zweitens muß entschieden werden, warum die sich geschlechtlich vermehrenden Individuen sich zu männlichen oder weiblichen Individuen differenzieren.

1. Die Ursachen des Auftretens der geschlechtlichen Zeugung an Stelle der vegetativen Fortpflanzung.

Sie wurden sowohl bei Pflanzen als auch bei Tieren untersucht.

a) Beobachtungen an Pflanzen.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß bei **Pflanzen** die zyklische Abwechslung von Geschlechts- und Vegetativgenerationen stattfinden kann, so daß bei bestimmten Arten ganz regelmäßig dieser Fortpflanzungszyklus verläuft. Bei Farnen ist aus der allgemeinen Botanik bekannt, daß die Prothalliumgeneration geschlechtlich ist und also

Gameten produziert, während der Sporophyt nur Sporen erzeugt, sich mithin nur vegetativ fortpflanzt. In solchen Fällen, wenn die geschlechtlichen und vegetativen Generationen in einer und derselben Art regelmäßig abwechseln, haben wir es mit der Erscheinung der Metagenese zu tun. Zu diesem Gegenstande werden wir noch zurückkehren. Hier genügt die Feststellung der Tatsache, daß das Erscheinen von Sexualindividuen im Laufe des Generationswechsels nur von den inneren Bedingungen der Artkonstitution bei gewissen Formen abhängt, daß es demnach als Ausdruck einer Zyklizität der Fortpflanzungsweise zu betrachten ist.

Diese Unabhängigkeit von der Außenwelt kann jedoch nicht als allgemeine Regel gelten. Bei manchen Pflanzen, besonders aber bei solchen, wo ein und dasselbe Individuum sich sowohl vegetativ, z. B. durch Sporen, als auch sexuell durch Geschlechtselemente fortpflanzen kann, steht die Vermehrungsweise der Pflanzen mit äußeren Bedingungen im innigsten Zusammenhang. Einen Beleg hierfür bilden die Resultate der von G. Klebs (58) an Pilzen angestellten Versuche. Aus diesen Experimenten ergibt sich, daß bei *Sporodina grandis*, welche sich sowohl durch Sporangien, wie auch Zygotenbildung fortpflanzen kann, sich durch Variation der Bedingungen die beiden Arten der Fortpflanzung mit größter Sicherheit, und zwar jede für sich allein oder in beliebiger Aufeinanderfolge, zur Erscheinung bringen lassen, solange nur die genügende Nahrungsmenge der Pflanze zur Verfügung steht. „Bei allen günstig zusammengesetzten Substraten entscheidet innerhalb der Temperaturen 6—26° C allein der Feuchtigkeitsgehalt der Luft, ob Sporangien- oder Zygotenbildung eintritt.“ Alle anderen Faktoren üben nur sekundären Einfluß auf die Zeugungsweise aus, und zwar durch Begünstigung oder Behinderung der Transpiration oder durch Steigerung oder Veränderung des Feuchtigkeitsgehaltes. Bei einer Feuchtigkeit von 75—95 Proz. und nicht lebhaft bewegter Luft kann man Zygotenbildung erwarten, während in einem Raum mit 50—55 Proz. relativer Feuchtigkeit nur Sporangienträger entstehen. Außer der Feuchtigkeit spielen auch andere Faktoren eine gewisse Rolle, wenn es sich um Direktiven handelt, ob sich die Pflanze vegetativ oder sexuell entwickeln soll. „Dabei gilt im allgemeinen die Regel, daß, wenn der Wirkungsgrad einer solchen Bedingung sich dem für das Leben überhaupt gesetzten Grenzwert nähert, die Zygotenbildung immer etwas früher als die Sporangienbildung unterdrückt wird. So wirkt eine Temperatur von 28° C unter allen Umständen, auch in feuchter Luft, hemmend auf den Geschlechtsprozeß ein, während dabei die Sporangienbildung, sofern für Transpiration gesorgt wird, stattfinden kann.“ (Klebs, 58, p. 66.)

b) Untersuchungen an Tieren.

Bei Tieren wurden sowohl bei Protozoen wie Metazoen die Verhältnisse der Geschlechtsentstehung untersucht.

α) Bei **Protozoen**, welche sich bekanntlich auch vegetativ vermehren, treten von Zeit zu Zeit die sogenannten Konjugationsepidemien auf. Wir haben diese Tatsache bereits bei der Besprechung der vegetativen Fortpflanzung (p. 477) erwähnt und dort auch darauf hingewiesen, daß diese Erscheinung der Unterbrechung der vegetativen

Vermehrung durch Konjugationsperioden zuerst von Maupas beobachtet wurde. Es funktioniert bei solcher Kopulation entweder das ganze Tier in der vorher unveränderten Form, oder es bilden sich ganz speziell differenzierte Gameten. In diesem Falle wird die vegetative Fortpflanzungsperiode durch eine Reihe von speziellen morphologischen Veränderungen eingeleitet.

Nun ist es vom physiologischen Standpunkte von Interesse, zu erfahren, ob solche Konjugationsperioden durch innere Anlage der Organismen oder durch äußere Einflüsse herbeigeführt werden. Die Protozoologie zeigt uns, daß bei manchen Formen ganz präzis ausgeprägte Entwicklungszyklen vorkommen, so daß man in diesen Formen mit einer Erscheinung zu tun hat, welche sich mit Generationswechsel, Metagenese, vergleichen ließe. In diesem Fall unterliegt es also absolut keinem Zweifel, daß der Fortpflanzungszyklus als Ausdruck der inneren Organisation dieser lebenden Materie aufzufassen ist. In anderen Fällen ist jedoch die Entscheidung dieser Frage etwas schwieriger, besonders wenn die Konjugationsperioden nicht so regelmäßig auftreten.

Eine Reihe von Autoren ist der Meinung, daß die Geschlechtsphänomene erst durch Einwirkung von äußeren Faktoren hervorgerufen werden. Wir haben bereits früher (p. 485) gehört, daß in neuerer Zeit Woodruff, vor ihm auch noch Enriques die Ansicht vertreten, daß sich die Protozoen unbeschränkt lange unter sehr günstigen Lebensbedingungen vegetativ fortpflanzen können. Enriques weist nach, daß durch veränderte äußere Bedingungen die Sexualerscheinungen hervorgerufen werden. Chemische Faktoren vermögen gewisse Infusorien zur Kopulation anzuregen. Bei *Colpoda Steini* soll beim Eintrocknen des umgebenden Wassers die Konjugationsepidemie auftreten. Auch durch andere äußere Faktoren kann dieselbe Erscheinung veranlaßt werden. R. Hertwig (44) spricht sich in seiner soeben veröffentlichten Arbeit entschieden gegen die Anschauungen aus, nach welchen die inneren Faktoren bei der ursächlichen Erklärung der Befruchtungsprozesse der Protozoen auszuschließen sind. Der genannte Autor behauptet, daß die elementarsten Erfahrungen der Protozoenforschung damit im Widerspruche stehen. „Diese lehren, daß Hungerkulturen Befruchtungsprozesse auslösen, bei Infusorien Konjugationen, bei anderen Protozoen Enzystierungen, welche nicht selten, wie z. B. bei *Actinosphaerium Eichhorni*, mit Befruchtung kombiniert sind. Das Verfahren ergibt jedoch nicht zu allen Zeiten günstige Resultate. Ich habe die Verhältnisse bei Actinosphärien und Dilepten durch jahrelange Kulturen auf das genaueste verfolgt. Es wechseln hier Zeiten, in denen man mit Leichtigkeit Konjugationen, resp. Enzystierungen erhält, mit solchen, in denen man nur Mißerfolge erzielt, in denen die Tiere anstatt sich zu enzystieren oder zu konjugieren allmählich verhungern. Auch innerhalb einer und derselben Hungerkultur verhalten sich nicht alle Individuen gleich: es kann ein größerer oder geringerer Prozentsatz verhungern, ohne die zur Befruchtung notwendigen Vorbereitungen zu treffen. Bei einer nahezu 2 Jahre lang dauernden Kultur eines und desselben *Dileptus*-Stammes war bei den ersten „Konjugationsepidemien“ der Prozentsatz der konjugierenden Tiere sehr gering; er steigerte sich bei späteren „Epidemien“ und erreichte nahezu 100 Proz. bei einer Hungerkultur, welche kurz vor ihrem Erlöschen von der Hauptkultur abgezweigt worden war. Um

diese Zeit war die Konjugationstendenz so groß, daß selbst in der Futterkultur Paarungen auftraten".

Dieses verschiedenartige Verhalten einzelner Individuen spricht gegen die Annahme, daß nur äußere Faktoren die Befruchtungstendenz bedingen; alle Tiere wurden unter gleichen Bedingungen kultiviert, und es stellt sich dennoch heraus, daß sie darauf verschieden reagieren. Die Sache muß also auch von der inneren Beschaffenheit der lebenden Materie abhängig sein. Wir müssen demnach mit R. Hertwig annehmen, „daß der Eintritt der Geschlechtsperiode von der Konkurrenz äußerer und innerer Faktoren abhängt".

β) Dasselbe Problem des Eintrittes der Sexualität wurde auch bei den Metazoen erforscht. Bei **Cölenteraten** verdienen hier Beobachtung die Untersuchungen von D. D. Whitney (128), welcher an *Hydra viridis* experimentierte. Es handelt sich hier um die Entscheidung der Frage, ob durch die Einwirkung äußerer Faktoren die sich durch Knospung vermehrenden Individuen zur Gametenbildung gezwungen werden können. Es zeigte sich, daß *Hydra viridis*, welche eine Zeitlang (einige Wochen) einer niedrigen Temperatur ausgesetzt wurde, worauf eine Periode mit höherer Temperatur und Hunger folgte, Hoden und Eier entwickelte, dagegen produzierten Hydren der Kontrollkultur ohne Temperaturerniedrigung, während der Nahrungsentziehung keine Reproduktionsorgane. Nahrungsüberfluß nach der Kälteperiode unterdrückt die Bildung der Geschlechtsorgane.

Sehr interessant sind die Resultate der von E. Frischholz (31) an Hydren in dieser Beziehung durchgeführten schönen Versuche. Es sollte ermittelt werden, ob sich durch äußere Faktoren die geschlechtliche Fortpflanzung bei diesen Tieren künstlich herbeiführen lasse. Temperatureinwirkung, reichliche Fütterung und Hungern wurden als Versuchsmittel angewandt. Sehr wichtig scheint mir folgende Schlußfolgerung von Frischholz (31) zu sein: „Es besteht demnach sichtlich bei den Hydren, wenigstens bei *Fusca*, bisweilen eine in ihren Ursachen zunächst unbekannte fast absolute Sterilität in bezug auf Ausbildung von Geschlechtsprodukten; in diesem Zustande unterbleibt jede Reaktion auf sonst wirksame Temperatur." Ist das Tier in der Periode, in welcher sich die äußeren Mittel als wirksam erweisen, so kann durch Temperaturveränderungen die Geschlechtsdrüsenbildung veranlaßt werden. Die Kultur muß zu diesem Zwecke nach vorübergehendem oder längerem Verweilen bei mittlerer Temperatur (+ 20°) einer erniedrigten Temperatur von + 5° bis höchstens + 12° ausgesetzt werden. Die Stärke der Hoden- resp. Eierbildung kann in diesem Falle durch Fütterungsverhältnisse reguliert werden. „Die Fütterung hat aber keinen merklichen Einfluß auf den Zeitpunkt des Eintritts einer Geschlechtsperiode nach einem Temperaturwechsel" (Frischholz, 31, p. 273).

Aus obigen Angaben und auch aus anderen Versuchsresultaten von Frischholz darf wohl gefolgert werden, daß das Auftreten der Geschlechtsphänomene bei Hydren sowohl von der inneren Beschaffenheit des Materials, als auch von äußeren Einflüssen bedingt sein kann.

Weitere Untersuchungen über das Auslösen der Geschlechtstätigkeit bei Tieren wurden an **Rotatorien**, besonders an *Hydatina*, angestellt, bei welcher Art die Entwicklung nicht nur echt sexuell, sondern

mehrere Generationen hindurch auch parthenogenetisch verlaufen kann. Nun hat man auch hier beobachtet, daß nach länger dauernder parthenogenetischer Fortpflanzung oft eine „Epidemie“ der rein geschlechtlichen Zeugung auftritt. Diese Erscheinung äußert sich durch massenhafte Produktion von Männchen, wie auch durch Erzeugung von befruchtungsbedürftigen Eiern. Nun drängt sich die Frage auf, ob diese Fortpflanzungszyklen durch innere Faktoren der Tierspecies oder durch äußere Bedingungen hervorgerufen werden.

Nach Maupas (72) soll das Auftreten der Männchen bei *Hydatina* im Entwicklungszyklus von den Einflüssen der Temperatur abhängig sein; M. Nussbaum (83) hat auf Grund seiner Versuche die Ernährungsverhältnisse als ausschlaggebenden Faktor angegeben; er deutet auch die Versuchsresultate von Maupas anders: er ist nämlich der Meinung, daß die Temperatur indirekt wirkt, indem sie den Stoffwechsel reguliert.

Punnett (93) hat ebenfalls den Einfluß des Fütterns, Hungerns und der Temperatur auf *Hydatina* geprüft, ist aber zu der Ueberzeugung gekommen, daß die äußeren Faktoren den durch innere Anlagen bedingten Fortpflanzungszyklus nicht verändern können, auch wenn der Typus der Eier sich ändert. Es treten nämlich bei diesem Tier zwei Eiertypen auf; kleine Eier, aus denen sich in der Regel Männchen entwickeln und größere, welche den Ausgangspunkt für die Entwicklung von Weibchen bilden. Durch Wärmeeinfluß konnte man zwar die Ablage kleiner Eier veranlassen, die innere Anlage derselben war jedoch nicht undifferenziert, so daß aus ihnen Weibchen hervorgingen. Punnett glaubt, daß wir es bei der Fortpflanzung dieser Tiere mit sog. Generationsfolgen („sex strains“) zu tun haben. R. Hertwig (44) hat neuerlich gegen die Arbeit von Punnett den Einwand erhoben, daß man aus seinen Versuchen nicht entnehmen kann, „ob die bei den einzelnen Stämmen erzielten Unterschiede nicht durch Unterschiede im Generationsalter bedingt sind“. Um diese Möglichkeit auszuschließen, muß die Kultur Wintereiern entstammen.

Auch nach den Versuchen der ersten Arbeit von Whitney (120) ist Temperatur und Nahrung für das Erscheinen der geschlechtlichen Generationen (Sexuparen) nicht verantwortlich.

Gegen Punnett (93) und Whitney (120) betont neuerlich Nussbaum (86), daß aus den Arbeiten dieser Autoren sich nicht ersehen läßt, wieviel die Versuchstiere von der gereichten Nahrung aufgenommen und verdaut haben; er hält das von den Autoren verwendete Futter nicht für entsprechend.

Vor kurzem erschien eine neue gründliche Arbeit von A. F. Shull (103, 104), in welcher ein sehr reiches Material verwertet wird. Der Verfasser experimentierte an *Hydatina senta* und untersuchte besonders die Stoffwechselexkrete der Versuchstiere bei den Kulturen. Wird die Kultur ins Wasser alter Nährkulturen nach Abfiltrierung der Protozoen gebracht, so kann dadurch die Zahl der Männchenerzeuger auf Null herabsinken. Diese Erscheinung läßt sich nach Shull (103) auf die Einwirkung derjenigen Substanzen zurückführen, welche im Wasser gelöst sind, und welche sich in immer größerer Quantität im Wasser sammeln, je länger die Kultur in demselben Medium geführt wird. Die veränderte Beschaffenheit des Wassers soll die Parthenogenese begünstigen. Daß bei Hungerkulturen

die Zahl der Männchenerzeuger zunimmt, läßt sich nach Shull auf die geringe Menge gelöster Substanzen zurückführen.

In seiner zweiten Arbeit untersuchte Shull (104) den Einfluß von verschiedenen chemischen Substanzen, wie Harnstoff, Ammoniaksalzen, Fleischextrakt usw. und stellte bei Anwendung derselben eine Abnahme der sich durch Kopulation vermehrenden Individuen fest. Nach den Angaben der neuesten Arbeit von Whitney (130) dagegen kann man durch Hinzusetzen bestimmter chemischer Substanzen die Produktion der Sexuparen erhöhen.

Aus diesen Literaturangaben ist nach meiner Ansicht zu ersehen, daß das Problem noch lange nicht erledigt ist. Vor allem sind wir noch nicht im Klaren, ob wir es mit festfixierten Fortpflanzungszyklen zu tun haben; mir scheint es am wahrscheinlichsten zu sein, daß die innere Beschaffenheit einen bestimmten Zeugungscharakter determiniert, daß jedoch eine gewisse Umdifferenzierung durch äußere Faktoren nicht ausgeschlossen ist, besonders wenn man auf die Tiere in entsprechenden Perioden des Lebenszyklus einwirkt. Da sich die Lebensbedingungen sehr stark miteinander kombinieren, so ist es auch nicht leicht, den Effekt dieses oder jenes Faktors so gründlich zu isolieren, daß man ganz unzweideutige Resultate erhalten könnte. Hier liegt auch der Grund für die verschiedenen Kontroversen in der diesbezüglichen Literatur.

Da wir mit den **Daphniden** bei der Zeugungsphysiologie noch mehrmals zu tun haben werden, wollen wir einige erläuternde Bemerkungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei diesem Tiere vorausschicken.

Auf die morphologische Organisation des Tieres brauche ich nicht einzugehen, da man sich auf Grund der angegebenen Abbildung (Fig. 55) leicht orientieren kann. Wie aus dieser Abbildung ersichtlich ist, liegen die jungen Eier in Gruppen von je 4 zusammen in einzelnen Eifächern. Aus jeder solchen Gruppe entwickelt sich nur ein Ei weiter, die anderen erfahren eine Resorption. Verschmelzen die Eier von mehreren Eifächern, so werden noch größere Eier gebildet. Die Daphniden produzieren zwei Eiarten: die kleineren mehr oder weniger dotterreichen von zarter Dotterhülle umgebenen werden als Sommereier bezeichnet. Sie werden in der Periode produziert, in welcher in der Regel die Männchen fehlen, also normal im Frühjahr und im Sommer. Diese Eiersorte kann sich parthenogenetisch entwickeln.

Zur Periode des Auftretens der Männchen werden von Daphniden die sog. Wintereier abgelegt. Wintereier sind dotterreicher, größer, von dicker Schale umgeben und sind befruchtungsbedürftig. Die Eier entwickeln sich in einem besonderen Brutraum (Fig. 55 b). Die Wintereier können hier noch mit einer besonderen Hülle Ephippium versehen werden.

Aus dieser kurzen Skizze ist ersichtlich, daß die Daphniden ohne Befruchtung, also parthenogenetisch, oder sexuell mit dem Befruchtungsakte beim Erscheinen von Männchen sich fortpflanzen können. Die Tiere eignen sich also zu Versuchen über das Problem, ob der Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung von äußeren Einflüssen abhängt oder als Ausdruck der inneren Anlage zu betrachten ist.

Den Ausgangspunkt für die an Daphniden unternommenen Experimente, um der Frage nach der Genese der Sexualität näher zu treten, bilden die älteren Beobachtungen von Weismann (116—118),

welcher angegeben hat, daß für jede Art ein festfixierter Generationszyklus vorhanden ist, in welchem unabhängig von äußeren Bedingungen eine bestimmte Reihe von parthenogenetischen Generationen ablaufen muß, bevor die befruchtungsbedürftigen Eier und gleichzeitig Männchen erzeugt werden. Jenachdem die Reihe der parthenogenetischen Generationen ein-, zwei- oder dreimal durch geschlechtliche Fortpflanzung unterbrochen wird, spricht Weismann von mono-, bi- oder trizyklischen Geschlechtsperioden. Die Frage jedoch, ob diese Zyklen sich wirklich nicht durch äußere Faktoren modifizieren lassen, wurde später im Münchener zoologischen Laboratorium von Issakowitsch (45—47) geprüft.

Der Verfasser verwendet in den Versuchen als Untersuchungsmaterial die Daphniden *Simocephalus vetulus* und *Daphnia magna* und stellte sich die Aufgabe, den Einfluß der Temperatur und der Nahrung zu erforschen. Zu diesem Zwecke werden die Kulturen in drei verschiedenen Temperaturen (8°, 16°, 24°) geführt und entweder sehr reichlich gefüttert oder hungern gelassen. Auf Grund dieser Versuche gelangt Issakowitsch (45) zu folgendem Schlusse: „Die Ernährung und die Temperatur (letztere durch ihre Rückwirkung auf die Ernährung) sind ausschlaggebend für das Auftreten oder Verschwinden der Geschlechtstiere. Wenn die Ernährung des mütterlichen Organismus so weit gesunken ist, daß er nicht mehr imstande ist, dem Ei zu seiner Entwicklung zu Weibchen genügend Nährstoffe zu bieten, so entwickelt sich das anspruchslosere Männchen daraus. Sinkt die Ernährung des Muttertieres noch tiefer,

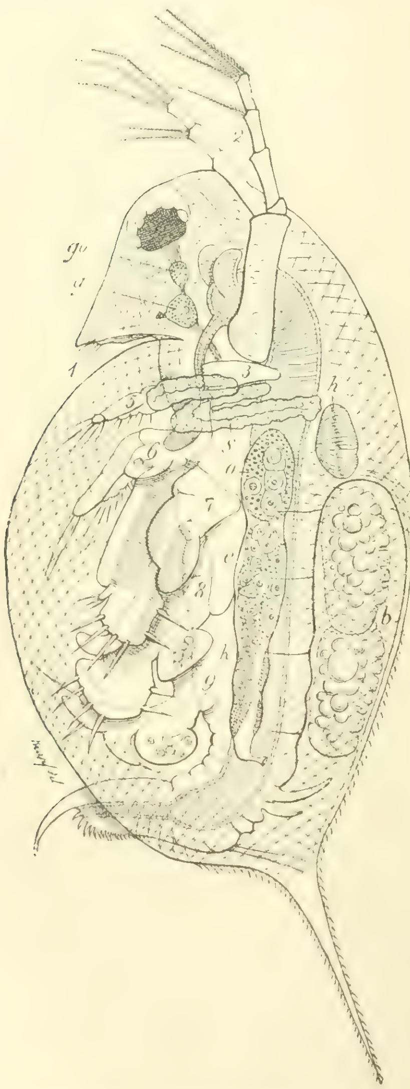


Fig. 55. *Daphnia pulex*. *go* Ganglion opticum, darüber Opticus und Auge, *g* oberes Schlundganglion mit Naupliusauge, *s* Schalendrüse, *h* Herz, *o* Ovar, *e* Eianlagen, *k* Keimstätte. Die Eianlagen lösen sich aus der Keimstätte ab, bilden bei *e* Gruppen von 4 Zellen; aus diesen entsteht ein Ei (*o*) mit drei abortiven Eiern, das wachsende Ei mit seinen drei abortiven Eizellen (Dotterzellen) rückt (wiederum bei *e*) rückwärts, um in den Brutraum zu gelangen, b Brutraum mit Embryonen. *1* vordere, *2* hintere (Ruder-) Antenne, *3* Mandibel (Maxille ist rudimentär und nicht sichtbar), *5—9* die 5 Beinpaare: Darm mit Leberhörnchen durch Ringelung deutlich gemacht. (Nach R. Hertwig.)

ist es nicht mehr fähig, das Ei wenigstens zum männlichen Tier zu entwickeln, so tritt eine große Anzahl primärer Eizellen zusammen, um auf Kosten der ganzen Menge ein einziges befruchtungsbedürftiges Winterei zu bilden.“[1])

Wie NUSSBAUM (83) bei Rotatorien, erklärt sich ISSAKOWITSCH bei Daphniden die Temperaturvermehrung auf indirektem Wege, in dem durch diesen Faktor der Stoffwechsel geändert wird. R. HERTWIG ist der Ansicht, daß sich auf Grund der Versuchsresultate von ISSAKOWITSCH (45) eine gewisse Rolle der Beschaffenheit des Geschlechtsapparates (also innere Bedingung) keineswegs ausschließen lasse. Auch die Experimente, welche von WOLTERECK (131)[2]), VON SCHARFENBERG (97) und PAPANICOLAU (87, 88) an Daphniden angestellt wurden, bestätigen die Anschauungen von R. HERTWIG. Daß die innere Beschaffenheit (auch die Rasse) des Tieres hier von Bedeutung ist, ersieht man aus der Tatsache, daß sowohl WOLTERECK als auch PAPANICOLAU bei den frisch ausgeschlüpften Daphniden durch Einwirkung von äußeren Faktoren die geschlechtliche Fortpflanzung nicht erzielen konnten. Die Tiere können sich nur parthenogenetisch vermehren. Dieser innere Zustand der Tiere ändert sich jedoch im Verlauf der Kultivierung, so daß später durch Einwirkung von Wärme und Fütterung die echt geschlechtlichen Phänomene hervorgerufen wurden. Nach v. SCHARFENBERG (97) konnte bei dem frühen Brüten eines Weibchens durch Hunger zwar die Zahl der Eier herabgesetzt, jedoch die Bildung von befruchtungsbedürftigen Dauereiern nicht bewirkt werden. In späteren Brüten ließ sich jedoch die Bildung der Dauereier durch reichliche Fütterung unterdrücken. Wir sehen also, daß sowohl die innere Beschaffenheit des Untersuchungsmaterials, als auch der Einfluß äußerer Faktoren von Bedeutung ist.

Aus diesen Versuchen kann also der Schluß abgeleitet werden, daß eine bestimmte innere Disposition, Determinierung zur parthenogenetischen oder befruchtungsbedürftigen Fortpflanzung in den Tieren besteht, daß die Umdeterminierung in bestimmten Perioden des Zyklus sich durch Einwirkung äußerer Faktoren als möglich erwies, daß hingegen in anderen diese Disposition so tief eingewurzelt war, daß sie sich nicht umändern ließ.

Die Angaben, welche sich auf die Entwicklungszyklen von Blattläusen, **Aphiden**, beziehen, besonders die von MORDWILKO (76) und GRASSI (36), bestätigen die sich schon aus den oben besprochenen Versuchen er-

---

1) Aus diesem Ergebnis deduziert ISSAKOWITSCH (45) auch eine praktische Regel: Wenn man dauernd große Mengen von Daphniden besitzen will, so ist es ratsam, zwei Kulturen nebeneinander zu führen, eine Hauptkultur bei 22° C und eine kleine Nebenkultur bei 8—16° C. Die letztere ist notwendig, um die durch andauernde Parthenogenesis bald erschöpften Weibchen der Hauptkultur in gewissen Zwischenräumen teilweise durch kräftige, fortpflanzungsfähige aus der Nebenkultur zu ersetzen.

2) Das Verhalten der Daphniden hinsichtlich der Fortpflanzungsweise im Laufe der Generationen faßt WOLTERECK (131) folgenderweise zusammen:

1) „Die Sexualität steigt rasch im Verlaufe weniger (1—3) Generationen von 0 auf 100 Proz. und wird dann obligatorisch.

2) Die Sexualität steigt im Verlaufe zahlreicher (10 und mehr) Generationen allmählich von 0 auf 100 Proz. und wird schließlich obligatorisch.

3) Die Sexualität steigt zunächst rasch an, ohne aber allein herrschend zu werden.

4) Alle Generationen sind obligatorisch parthenogenetisch“ (WOLTERECK, 131, p. 684).

gebende Schlußfolgerung. Hier scheint auch gewisse Disposition eine vorhanden zu sein [diese Tatsache geht auch aus der Arbeit von Morgan (78) hervor]; aber es scheint, daß auch äußere postembryonalwirkende Faktoren ebenfalls imstande sind, bis zu einem gewissen Grade resp. in bestimmten Perioden der Kultur diese Disposition umzuändern.

2. Wann und warum differenzieren sich die Geschlechtsindividuen zu männlichen oder weiblichen Individuen?

Bei der Diskussion dieser Frage muß man mit drei Eventualitäten rechnen:

1) Die Geschlechtsentwicklung ist von den äußeren, resp. inneren während der späteren Entwicklungsphasen zur Geltung kommenden Bedingungen abhängig;

2) die Geschlechtsentstehung kann im Befruchtungsmomente entschieden werden;

3) das Geschlecht ist vererbt, d. h. es ist bereits in den Geschlechtselementen determiniert und kann weder durch den Befruchtungsvorgang, noch durch die auf den Organismus später einwirkenden Faktoren geändert werden.

Obschon die modernen Untersuchungsergebnisse die Frage zugunsten der dritten Eventualität zu entscheiden scheinen, so können doch aus dem Gebiete der experimentellen Forschungen und der biologischen Beobachtungen Tatsachen zitiert werden, welche man als Argumente für jede von diesen drei hier angeführten Möglichkeiten deuten kann.

a) Einfluß äußerer Faktoren.

Was den Einfluß der äußeren Bedingungen betrifft, so wurde in dieser Hinsicht die Einwirkung der Nahrung und der äußeren veränderten Temperatur untersucht. Gleich hier muß ich bemerken, daß man dabei sehr scharf unterscheiden muß, ob man mit diesen äußeren Faktoren auf die Eltern oder auf die sich entwickelnde Nachkommenschaft einwirkt. Es ist, glaube ich, ohne weiteres klar, daß man im ersteren Fall oft die inneren Bedingungen, unter welchen die Geschlechtselemente gebildet werden, ändert; solche Experimente können also nicht als Stütze für die Anschauung angeführt werden, daß die Geschlechtsgenese in gewissem Verhältnis zu der Außenwelt steht — die Veränderung des Prozentsatzes in der Produktion der männlichen und der weiblichen Nachkommenschaft kann als Folge der veränderten Bedingungen gedeutet werden, in welchen die Geschlechtsdetermination in den Geschlechtselementen stattfindet. Von dem Einfluß der geänderten äußeren Bedingungen kann dagegen dann gesprochen werden, wenn man direkt auf die sich entwickelnden Embryonen einwirkt.

Was den Einfluß der Nahrung auf die Geschlechtsbildung betrifft, so wurden diesbezügliche Versuche sowohl bei Wirbellosen, als auch bei Wirbeltieren angestellt. Nussbaum (82, 84) experimentierte mit *Hydra*: während nun sonst diese Tiere hermaphroditisch sind, wurde von Nussbaum festgestellt, daß bei reichlicher Fütterung der sich entwickelnden Tiere sich hauptsächlich weibliche Individuen differenzieren. Da jedoch hierbei die Sterblichkeitsverhältnisse der in Entwicklung

begriffenen Tiere zu wenig berücksichtigt wurden, können diese Experimente das Problem noch lange nicht entscheiden.

In anderen Versuchen wieder, welche CUÉNOT (16) anstellte, dienten Insekten als Untersuchungsmaterial, und zwar besonders *Lucilia caesar, Calliphora vomitoria, Sarcophaga carnaria* u. a.

Ein Teil des Versuchsmaterials wurde im larvalen Stadium sehr reichlich, ein anderer wieder so sparsam wie möglich mit faulendem Fleisch gefüttert. Es stellte sich dabei jedoch heraus, daß der Prozentsatz der Männchen- und Weibchenindividuen von der Quantität der Nahrung der Larven vollkommen unabhängig ist. Einige Ziffern können als Beleg für dieses Ergebnis dienen.

Bei möglichst reichlicher Fütterung der Larven erhielt CUÉNOT aus den Larven

von *Lucilia caesar* 273 ♀, 281 ♂, d. h. 49 Proz. ♀,
von *Calliphora vomitoria* 224 ♀, 221 ♂, d. h. 51 Proz. ♀.

Wurde dagegen die Nahrung der Larven in möglichst geringen Dosen geliefert, so ergab die Zählung

bei *Lucilia caesar* 95 ♀, 69 ♀, d. h. 57 Proz. ♀,
bei *Calliphora vomitoria* 93 ♀, 91 ♂, d. h. 50 Proz. ♀.

Aus diesen Zahlen ergibt sich ebenfalls kein deutlicher Einfluß der Nahrung auf die Geschlechtsgenese.

KELLOG und BELL (54) verwendeten zu ihren Experimenten ebenfalls Insekten, und zwar *Bombyx mori*, wobei sie die Sterblichkeit der Versuchstiere stets sorgfältig kontrollierten. Diese Vorsichtsmaßregel ist bei solchen Experimenten deshalb von prinzipieller Bedeutung, da es oft vorkommt, daß eine gewisse Ernährungsart besser von den Tieren des einen Geschlechtes, als von denjenigen des anderen vertragen wird und infolgedessen eine bei beiden Geschlechtern verschiedene Sterblichkeit bedingt, wodurch die Richtigkeit der Schlußergebnisse beeinträchtigt wird. KELLOG und BELL (54) haben die Larven von *Bombyx mori* in verschiedenen Entwicklungsstufen hungern lassen. Es hat sich dabei jedoch gezeigt, daß weder durch reichliche, noch durch äußerst sparsame Fütterung der Larven, unabhängig davon, in welchem Entwicklungsstadium die Veränderung der Ernährungsverhältnisse vorgenommen wurde, eine Verschiebung des gegenseitigen Verhältnisses zwischen der Zahl der männlichen und der weiblichen Individuen erreicht werden kann.

Von höheren Tieren wurden Froschlarven als Untersuchungsmaterial von YUNG (133, 134), BORN (8) und PFLÜGER (91) verwendet. Die zwei erstgenannten Autoren geben unabhängig voneinander auf Grund ihrer Versuche an, daß in einer Kultur, in welcher die Froschlarven sparsam gefüttert werden, sich größtenteils Männchen entwickeln. Die von diesen Autoren gegebenen Ziffern sprechen auch scheinbar für diese Behauptung. So gibt z. B. YUNG an, daß die mit pflanzlicher Kost gefütterten Froschlarven sich in 57 Proz., dagegen die mit Ochsenfleisch genährten in 78 Proz. zu weiblichen Individuen differenzierten; verwendete man aber zur Fütterung Froschfleisch, so entwickelten sich unter 100 Individuen 92 Weibchen und nur 8 Proz. Männchen. Aehnliche Resultate haben die gleichzeitig von BORN geführten Experimente ergeben.

Weitere Versuche auf diesem Gebiete wurden von PFLÜGER unternommen. Aber trotz analoger Resultate, glaubt er dennoch mit Recht, dieselben anders interpretieren zu müssen. Er macht

nämlich seinen Vorgängern Yung und Born (8) den Vorwurf, daß sie in ihren Experimenten die Sterblichkeit in der Kultur in der Beurteilung der Schlußresultate nicht genügend würdigten. Pflüger (91) stellte auf Grund seiner Beobachtungen fest, daß die aus verschiedenen Ortschaften stammenden Frösche sehr variable Zahlenverhältnisse zwischen Weibchen und Männchen aufweisen. Unabhängig davon, wie die Larven gefüttert werden, entwickelt sich dieselbe Zahl von Männchen und Weibchen, welche bei den Individuen derselben Gegend beobachtet wird. Die abweichenden Resultate der früheren Autoren erklärt Pflüger damit, daß die Männchen empfindlicher als die Weibchen sind und daß sie bei veränderter Ernährungsweise leichter zugrunde gehen. Berücksichtigt man jedoch genau die Sterblichkeit bei beiden Geschlechtern, so kann man leicht bemerken, daß die Nahrung gar keinen Einfluß auf die Geschlechtsdifferenzierung ausübt. Zu demselben Schluß kommt auch Cuénot auf Grund seiner präzis und sorgfältig ausgeführten Versuche mit *Rana temporaria*.

Auch H. D. King (55) stellte an *Bufo lentiginosus* Experimente über den Einfluß von verschiedener Nahrung auf die Geschlechtsgenese an. Die Larven wurden mit Fleisch-, Pflanzen-, gemischter Kost und Eidotter genährt. Sämtliche Versuche ergaben jedoch negativen Erfolg.

Die Versuche von O. Schultze (100, 101) über den Einfluß äußerer Faktoren auf das Geschlecht der Mäuse fielen ebenfalls negativ aus.

Was sonst die Säugetiere und Menschen betrifft, so haben die diesbezüglichen Beobachtungen und Experimente meiner Ansicht nach keinen größeren Wert, da sie analytisch einwandfrei an diesem Material überhaupt nicht durchgeführt werden können. Will man wirklich analytisch vorgehen, so muß stets Evidenz gehalten werden, ob die in Rede stehenden Faktoren den sich entwickelnden Embryo beeinflussen, oder aber eine entsprechende Determination der sich bildenden Geschlechtselemente veranlassen. Es ist auch ferner kaum möglich zu beurteilen, inwieweit eine reichliche oder sparsame Fütterung der Mutter wirklich den Embryo beeinflußt. Es wird z. B. behauptet, daß in ärmeren Volksklassen mehr Knaben, in reicheren mehr Mädchen geboren werden. Zu diesem Schluß ist z. B. Punnett (92) auf Grund statistischer Angaben in London gekommen. Ich bin nicht der Ansicht, daß sich diese statistisch festgestellte Tatsache wirklich für unser Problem verwerten ließe. Dasselbe gilt auch für die neu veröffentlichten Versuche von S. Kowalewsky (62), welcher die Geschlechtsgenese bei Säugetieren auf die Sauerstoffquantität zurückführen wollte, die dem Embryo zur Verfügung steht. Bei der Dosierung der Sauerstoffquantität hat sich S. Kowalewsky einer zu primitiven Methode bedient. Man kann daraus nicht ersehen, ob die bessere oder schlechtere Ernährung der Individuen, bessere oder schlechtere Atmung der Mutter den Embryo im mütterlichen Organismus beeinflußt und inwieweit, oder ob die verschieden genährten Organismen Geschlechtselemente produzieren, in denen das Geschlecht verschieden determiniert ist.

b) Einfluß der Befruchtung.

Außer den Ernährungsverhältnissen wurden in der Literatur noch andere äußere Faktoren als maßgebend für die Geschlechtsdeterminierung

herangezogen. Hierher gehören bis zu einem gewissen Grade die Ansichten von DICKEL (19, 20), welcher Beobachtungen an Bienen anstellte. Was die Geschlechtsbildung bei diesen Tieren anbelangt, so hat sich seit Jahren die von DZIERZON (23, 24) zuerst (1845) ausgesprochene und sodann von SIEBOLD (105) und LEUKART (65, 66) bestätigte Anschauung eingebürgert, daß die Entstehung des männlichen oder des weiblichen Geschlechtes davon abhängig ist, ob das Ei befruchtet wird, oder ob sich ein unbefruchtet abgelegtes Ei parthenogenetisch entwickelt. In ersterem Fall soll sich also aus dem befruchteten Ei nach dieser Anschauung die Arbeiterin oder die Königin entwickeln, mit anderen Worten ein Weibchen mit rudimentärem oder mit ausgebildetem Geschlechtsapparat. Wird das Ei unbefruchtet abgelegt, so entwickelt sich daraus eine Drohne, also ein Männchen. Nach dieser Anschauung, auf die wir noch weiter unten zurückkommen müssen, soll also der Befruchtungsvorgang über dieses oder jenes Geschlecht entscheiden. — DICKEL (19, 20) entwickelt in seinen Arbeiten ganz andere Ansichten über diesen Gegenstand; er kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Schluß, daß die unbefruchteten Bieneneier sich nie zu entwickeln vermögen, auch dann nicht, wenn sie in echten Mutterzellen abgelegt werden und sich also in günstigsten Entwicklungsverhältnissen befinden. Wovon hängt also die Geschlechtsgenese ab? DICKEL glaubt, eine von den Entwicklungsbedingungen darin zu erblicken, daß die Eier von den Arbeiterinnen eingespeichelt werden. Die Art des Sekretes, mit welchem diese Einspeichelung geschieht, bedingt auch die Ausgestaltung von dreierlei Wachszellenformen, in welchen die Entwicklung der Keime stattfindet. Die Art des Sekretes ist also nach ihm bezüglich der zukünftigen Geschlechtsgenese ausschlaggebend. Jedes Ei wird befruchtet und nach der Befruchtung von den Arbeiterinnen eingespeichelt. Die Sekrete, mit denen dieser Prozeß vorgenommen wird, sind von dreierlei Arten, und je nach dem zur Einspeichelung der Eier verwendeten Sekret entwickelt sich aus dem Ei eine Königin, oder eine Arbeiterin, oder eine Drohne. So wird das Geschlecht des Tieres durch das absichtsvolle Vorgehen der Arbeiterbiene bestimmt.

Aus dieser kurzen Zusammenfassung der Anschauungen DICKELS ist also ersichtlich, daß er die Meinung vertritt, daß die Geschlechtsentstehung von dem Einfluß der äußeren Faktoren, in diesem Fall der Sekretart, erst während der Entwicklung determiniert wird.

Die Hypothese DICKELS wird jedoch von PETRUNKEWITSCH (89, 90) auf Grund seiner exakten, mit den besten wissenschaftlichen Methoden durchgeführten Untersuchungen abgelehnt. PETRUNKEWITSCH stellte nämlich zytologische Studien über eben in verschiedenen Wachszellen abgelegte Eier an. Aus diesen Forschungen ergab sich, daß die Drohnen wirklich aus unbefruchteten Eiern, wie von DZIERZON angegeben wird, entstehen. Während der Eierablage besitzt bekanntlich die Königin in ihrem Receptaculum Sperma, und da sich das Receptaculum entweder öffnet oder schließt, werden die Eier befruchtet oder unbefruchtet abgelegt. PETRUNKEWITSCH hat in zahlreichen Fällen in den aus Arbeiterinnenwachszellen herausgenommenen Eiern das Vorhandensein des Spermatozoons festgestellt, dagegen in den Eiern, welche aus Drohnenzellen stammten, keine Samenzellen gefunden. Damit ist also der Hypothese von DICKEL der Boden entzogen.

Aus allen hier angeführten Literaturangaben geht deutlich her-

vor, daß von allen bisherigen Beobachtungen der Autoren eigentlich keine einzige in wirklich einwandfreier Weise als ausschlaggebender Beweis für den Einfluß äußerer Faktoren auf die Geschlechtsentstehung betrachtet werden könnte. Wir schließen also diese Eventualität aus und wollen jetzt erwägen, ob das Geschlecht erst im Momente der Befruchtung bestimmt ist, oder etwa noch früher in den Geschlechtselementen determiniert wird.

Wir haben im Vorhergehenden die Theorie von Dzierzon besprochen, nach welcher die Geschlechtsdetermination davon abhängig ist, ob das Ei befruchtet ist, oder unbefruchtet sich parthenogenetisch entwickelt. Nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse in dieser Beziehung scheint diese Theorie bei den Bienen vollkommen gesichert zu sein. Die Untersuchungen von Petrunkewitsch (89, 90) und Paulcke [1]) lassen darüber keinen Zweifel mehr. Kein Zweifel besteht also bezüglich der Tatsache selbst, daß sich aus unbefruchteten Eiern Drohnen, aus befruchteten dagegen Weibchen entwickeln. Diese Tatsache schließt aber die allgemeine Theorie nicht aus, daß das Geschlecht in den Sexualelementen determiniert ist. Es hängt hier sehr viel von der Deutung der Tatsachen ab: so hebt z. B. Lenhossek (69) hervor, daß zwei Arten von Eiern vorhanden sein können, von denen die einen für ♂ die anderen für ♀ determiniert sind. Es ist ja vielleicht möglich, daß nur die letzteren befruchtet werden können. In diesem Falle wäre das Schicksal des Eies in bezug auf das Geschlecht des künftigen Insektes bereits vor der Befruchtung entschieden. Es wäre ferner denkbar, daß die Geschlechtsdeterminierung vor der Befruchtung bereits in den Geschlechtselementen vollzogen ist; in Anbetracht dessen aber, daß zwei derartige Kategorien der Sexualelemente produziert werden, könnte in der Tat die Geschlechtsqualität von der Art derjenigen Elemente abhängen, die in dem gegebenen Fall miteinander kopulieren. Wäre also wirklich die Annahme zutreffend, daß bei Bienen das Geschlecht erst durch die Befruchtung entschieden wird, daß also die Befruchtung als kausales Moment der Geschlechtsgenese zu betrachten ist, so ist doch ohne weiteres klar, daß diese Theorie eine nur recht begrenzte Bedeutung haben kann. Es wurde von zahlreichen Autoren festgestellt, daß auch in jenen Fällen, in welchen die natürliche Parthenogenese fakultativ stattfindet und gleichzeitig auch die Befruchtung möglich ist, die Theorie von Dzierzon keine Anwendung findet. Außerdem haben wir doch eine ganze Menge von Tiertypen, in welchen keine Parthenogenese stattfindet. Wovon hängt also in diesen Fällen die Ausbildung des Geschlechtes ab?

c) Prädetermination in Sexualelementen; die Frage nach der Möglichkeit der Umdifferenzierung.

Wenn wir auf Grund der bisherigen Literaturangaben feststellen, daß die äußeren Entwicklungsbedingungen des Embryos auf die Geschlechtsentstehung ohne jeden Einfluß sind, so muß man sich der Beschaffenheit der Geschlechtselemente zuwenden, resp. zu den inneren Verhältnissen des Organismus, in welchem die Sexualelemente erzeugt werden. Zu

1) Zitiert nach T. Morgan (77).

Schlüssen in dieser Hinsicht wollte man sowohl auf Grund der Statistik als auch auf Grund experimenteller Forschungen gelangen. An der Hand statistischer Angaben glaubten HOFACKER und SADLER zu dem Schluß berechtigt zu sein, daß von den Eltern der ältere Teil mehr Aussicht hat, sein Geschlecht auf den Nachkommen zu übertragen als der jüngere; BERNER (5) hat jedoch auf Grund einer sehr umfangreichen Statistik die Unzulänglichkeit dieser Vermutung nachgewiesen (näheres darüber vgl. DELAGE, 18, p. 368 ff.). Auch die experimentellen Untersuchungen, welche in dieser Hinsicht O. SCHULTZE (101) an Mäusen angestellt hat, ergaben überhaupt keine positiven Resultate. Manche Autoren versuchten das Geschlecht beim Menschen mit der Zeit der Begattung in Zusammenhang zu bringen. THURY (111) und FÜRTZ (32) glaubten, daß das Geschlecht davon abhängig ist, ob die Befruchtung des Eies unmittelbar nach der Menstruation oder erst später stattfindet. Auch die Ansichten von DÜSING (21, 22) und HOLLINGSWORTH gehen dahin, daß Eier, welche längere Zeit in den weiblichen Geschlechtswegen verbleiben, dadurch abgeschwächt werden, und daß dann das Spermatozoon seine Eigenschaften, in diesem Fall das Geschlecht seines Erzeugers, leichter auf den Deszendenten übertragen kann. Auch das längere oder kürzere Verweilen des Spermatozoons in den männlichen Geschlechtswegen vor der Ejakulation soll hier für die Geschlechtsbestimmung von Bedeutung sein. Diese Hypothesen haben meines Erachtens höchstens den Wert persönlicher Anschauungen der Autoren. Alles was sonst experimentell über den Zusammenhang zwischen dem Abschwächen der Sexualelemente und der Uebertragungsfähigkeit der darin inhärenten Charaktere bekannt ist, spricht gegen diese Anschauungen (vgl. das Kapitel über das Vererbungsproblem).

Von Zeit zu Zeit tauchen in der Literatur Arbeiten auf, nach welchen die Herkunft des Eies vom linken oder rechten Ovarium über das Geschlecht entscheiden soll. Diese Hypothesen haben absolut keine Begründung und keinen Wert. Die Zwillingsgeburten genügen um ihnen den Boden zu entziehen. Außerdem aber wurden von H. D. KING (57) an *Bufo* sehr sorgfältig Versuche durchgeführt, aus denen hervorgeht, daß diese Hypothese unrichtig ist.

Es wurde weiter mit experimentellen Methoden eine ganze Reihe von Experimenten ausgeführt, in welchen die Autoren zu entscheiden suchten, ob die Beeinflussung der elterlichen Organismen in der Zeit der Erzeugung der Geschlechtselemente nicht einen Einfluß auf die Geschlechtsdifferenzierung der Nachkommenschaft ausübt. Wenn man hier positive Resultate erhalten könnte, wäre es nicht zu schwer, auch künstlich die Erzeugung von Männchen oder Weibchen zu veranlassen. Ich habe bereits oben erwähnt, daß man aus statistischen Daten erschließen wollte, ob die bessere Ernährung der Eltern einen Einfluß auf das Geschlecht der Nachkommenschaft hat. Diese Statistik schien dafür zu sprechen, daß in den besser situierten Klassen mehr Mädchen geboren werden, in den schlechter gestellten mehr Knabengeburten vorkommen. Daraus ist es jedoch nicht möglich mit Sicherheit zu erschließen, welche Faktoren hier wirklich maßgebend sind. Mit vollem Recht wendet T. H. MORGAN (79, 80) bei der Kritik der Theorie von GEDDES und THOMSON (33)[1]), welche sich auf diese

1) Die Hypothese von GEDDES und THOMSON, deren Voraussetzungen als unzulänglich nachgewiesen worden sind, werde ich hier nicht näher besprechen, ich verweise nur auf das Buch von MORGAN (p. 387 u. 388).

Beobachtungen stützt, ein, daß man sogar bei extremsten Veränderungen der gewöhnlichen Ernährungsverhältnisse nie sicher darauf rechnen kann, daß nur Mädchen, resp. nur Knaben geboren werden. Würde man also wirklich annehmen, daß die Ernährungsverhältnisse der Eltern irgendwelchen Einfluß auf das Geschlecht der Deszendenten ausüben, so muß dieser Faktor nur als fakultativ wirkender betrachtet werden und entzieht sich einer genaueren Analyse.

Von größerer wissenschaftlicher Bedeutung sind die experimentellen Forschungen, welche an verschiedenem tierischen Material vorgenommen wurden. Mit wirklich wissenschaftlicher Exaktheit wurden in neuerer Zeit die Experimente von Cuénot (16) ausgeführt. Nachdem er sich überzeugt hatte (vgl. oben p. 543), daß die direkte Beeinflussung der sich entwickelnden Insekten mit reichlicher oder sparsamer Fütterung keinen Einfluß auf die Geschlechtsdifferenzierung ausübt, versuchte er, die Eltern reichlich zu füttern oder sie hungern zu lassen. Er wollte nämlich sehen, ob die unter solchen Umständen produzierten Geschlechtselemente im Laufe der Entwicklung sich als besser disponiert zur Erzeugung von Männchen oder von Weibchen erweisen werden. Die Experimente wurden an *Calliphora vomitoria* geführt. Die Tiere wurden in einer Serie noch im larvalen Stadium hungern gelassen, in einer anderen Serie erst erwachsene Exemplare. Aber die beiden Versuchsserien ergaben vollkommen negative Resultate, auch hier fehlte ein Unterschied in dem Prozentsatz der beiden Geschlechter unter den Deszendenten dieser Versuchstiere.

Auch die neueren Versuche von Kellog und Bell (55) mit Seidenwürmern, welche in zwei vorhergehenden Generationen anders gefüttert wurden, ergaben keine klaren positiven Resultate. In diesen Versuchen erhielten nämlich in einer Serie die Eltern und Großeltern ein Maximum von Nahrung, in der anderen Serie dagegen wurden diese beiden Generationen nur ganz notdürftig gefüttert. Trotzdem stellte sich heraus, daß der Prozentsatz der männlichen und weiblichen Nachkommen sich durch dieses Vorgehen nicht verändern läßt. Die negativen Erfolge mehrerer Forscher rechtfertigen die in neuerer Zeit eingebürgerte Anschauung, daß durch Einwirkung äußerer Faktoren auf die sich entwickelnden Embryonen und sogar auf die Eltern, welche die Geschlechtselemente bilden, sich die den Geschlechtselementen inhärente Geschlechtsbestimmung nicht verändern läßt. Da erhebt sich jedoch gleich die Frage nach dem Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung und den inneren Faktoren, von denen die Geschlechtsdetermination abhängig ist.

In dieser Hinsicht hat R. Hertwig (43) durch seine Experimente neues Licht zu bringen gesucht. Er bemerkt über diese Frage, daß nach seiner Meinung das Geschlechtsproblem „kein einheitliches ist, weder in bezug auf die geschlechtsbestimmenden Ursachen noch in bezug auf den Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung“. Von großer Bedeutung ist nämlich in dieser Hinsicht der Umstand, ob das Individuum eine autogene oder eine amphigene Entwicklung einschlägt, d. h., ob ein Organismus oder zwei Organismen den Ausgangspunkt des Entwicklungsprozesses produzieren. Er glaubt allerdings, daß dem befruchteten Ei eine besondere Konstitution zukommt, welche unter gewöhnlichen Bedingungen einen männlichen oder weiblichen

oder einen hermaphroditen Organismus liefern wird. Er hält es aber trotz der bisherigen Untersuchungen noch nicht für ausgemacht, „ob ein für bestimmte Bedingungen der Weiterentwicklung weiblich prädestiniertes Ei nicht durch starke Einflüsse geschlechtlich umbestimmt werden kann“. Was prädestiniert also das Geschlecht und wodurch kann diese einmal erfolgte Bestimmung unbestimmt werden? R. Hertwig bringt dieses Problem mit der sogenannten „Kernplasmarelation“ (vgl. p. 472 u. 477) der Gameten in Zusammenhang. Die Kernplasmarelation des Gebildes, welches den Ausgangspunkt der morphogenetischen Prozesse bildet, bleibt nicht die ganze Entwicklung hindurch die gleiche, sondern unterliegt periodischen Aenderungen während des Zellebens. Die Kernplasmarelation, welche sich in dem entwicklungsfähigen Keim feststellen läßt unterliegt denselben Regeln. Nach R. Hertwig bildet die Kernplasmarelation einen maßgebenden Faktor für die Geschlechtsgenese. Sie hängt „von Masse und Beschaffenheit des Kerns und von Masse und Beschaffenheit des Protoplasmas ab. Nun liefert das Ei für den jungen Keim sämtliches Protoplasma und die Hälfte der Kernsubstanz. Somit fällt dem Ei bei der Bestimmung der Kernplasmarelation der Löwenteil zu, indem es von den die Sexualität bestimmenden Faktoren den einen ganz, den anderen zur Hälfte liefert“. Wäre diese Anschauung R. Hertwigs richtig, so müßte man selbstverständlich erwarten, daß, wenn die Möglichkeit einer künstlichen Veränderung der Kernplasmarelation gegeben wäre, eo ipso auch die „Umbestimmung des Geschlechtes“ dadurch veranlaßt werden könnte. Im Münchener zoologischen Institut wurde auf Veranlassung R. Hertwigs und unter seiner Leitung eine Anzahl von Arbeiten in dieser Richtung ausgeführt. Der größte Teil dieser Versuche wurde bereits oben besprochen. Hier möchte ich nur eine Arbeit von v. Malsen (69) erwähnen, welcher durch den Einfluß der Temperatur eine Umstimmung der Determination durchführen wollte. v. Malsen hat an *Dinophilus apatris* experimentiert. Die Eier dieses Archianneliden sind nämlich dimorphisch, die weiblichen sind bedeutend größer als die männlichen. Die Eier werden in Kokons abgelegt. Ihre Zahl in einem Gelege schwankt je nach den Verhältnissen, in welchen sie abgelegt werden. In einem Gelege werden in der Regel sowohl männliche als auch weibliche Eier gefunden, und zwar beträgt deren Verhältnis 1:2, d. h., es werden (nach Korschelt, 61) doppelt so viel Weibchen wie Männchen geboren. v. Malsen fand, daß sich dieses Verhältnis in Zimmertemperatur etwas günstiger für die Weibchen gestaltete. In den Untersuchungen v. Malsens wurde darauf geachtet, ob die Temperatur einen Einfluß auf die Eierzahl in einem Gelege ausübt und wie darin das Verhältnis zwischen dem weiblichen und dem männlichen Geschlecht normiert wird. Aus der nachstehenden Tabelle sind die Hauptresultate ersichtlich:

Kultur	Geschlechtsverhältnis ♂ : ♀	Eier pro Gelege
Zimmer	1:2,4	5,6
Kälte	1:3,5	4,2
Wärme	1:1,7	3,6

v. Malsen (69) faßt seine Ergebnisse folgendermaßen zusammen: „In der Kälte nimmt die relative Zahl der weiblichen Geburten bedeutend zu. Die Größe der Gelege geht zurück.“ „In der Wärme steigt die Zahl der männlichen Geburten. Die Größe der Gelege geht noch mehr zurück als in der Kälte.“ Daraus lassen sich selbstverständlich noch weitere Schlüsse ableiten, besonders, wenn man beachtet, daß die Eier bereits bei ihrer Ablage geschlechtlich getrennt sind. Diese Faktoren also und in unserem Fall die Temperatur muß noch während der Ovogenese die entsprechenden Zellelemente beeinflussen. Wie geschieht also die Beeinflussung? v. Malsen weist auf die bereits von Korschelt (61) nachgewiesene Tatsache hin, daß die Eier von *Dinophilus* nicht in einem speziellen Ovarium, sondern im einschichtigen Darmepithel entstehen. Die Eier wandern sodann in einen zwischen dem Magen und Enddarm gelegenen Raum, wachsen hier stark und eine Anzahl von so vergrößerten Ovogonien verschmilzt zu einer morphologischen Einheit. „Der Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Eiern liegt offenbar hauptsächlich in der größeren oder geringeren Anzahl verschmelzender Ovogonien.“ Ein größeres Gebilde, wie z. B. das weibliche Ei muß mehr Nährmaterial verbrauchen als das männliche. Das männliche Ei wird sich also demnach nur in jenen Fällen entwickeln, in denen sich der Organismus in schlechten Ernährungsverhältnissen befindet. „Die Ursachen für die verhältnismäßige Zunahme der männlichen Eier in der Wärme ist also nicht diese Wärme selbst, sondern vielmehr Nahrungsmangel, hervorgerufen durch abnorme Steigerung der Geschlechtstätigkeit, gegen welche die Nahrungsproduktion zurückbleibt.“ Sind dagegen die Darmzellen imstande, in kurzer Zeit so viel Nahrung zu liefern als es die plötzlich in großer Zahl auftretenden und miteinander verschmelzenden Ovogonien verlangen, so sind dadurch die Ernährungs- und damit auch die Wachstumsbedingungen geschaffen, welche das Auftreten von weiblichen Eiern begünstigen.

Die inneren Ernährungsverhältnisse werden bei diesen kaltblütigen Tieren durch Temperatur gewissermaßen reguliert und deshalb sieht sich v. Malsen (69) zu der Behauptung berechtigt: „Hunger bei normaler Temperatur wirkt also wie erhöhte Temperatur bei normaler Ernährung.“

Nach diesen Erörterungen kommt endlich v. Malsen zu dem folgenden Schluß: „Das Geschlecht der Nachkommen hängt in erster Linie von der Nahrungsaufnahme der sich bildenden Ovocyten im mütterlichen Leibe ab. Die Nahrungsaufnahme aber kann günstig oder ungünstig durch die äußere Temperatur beeinflußt werden.“ v. Malsen vertritt, wie Richard Hertwig, die Ansicht, daß die Verschiedenheit des Geschlechtes auf eine Veränderung der Kernplasmarelation zurückgeführt werden kann, da das Massenverhältnis zwischen dem Kern und dem Protoplasma in den großen weiblichen und kleinen männlichen Eiern sich ganz anders darstellt: der Kern ist in den beiden Eierarten von derselben Größe, das Protoplasma dagegen hat ein anderes Volumen. Da die Größe der Eier von den Ernährungsverhältnissen abhängt, so stimmt v. Malsen mit R. Hertwig darin überein [1]), daß die Kernplasmarelation wenigstens indirekt von der Ernährung beeinflußt werden muß.

1) Die Meinungsverschiedenheit zwischen R. Hertwig und v. Malsen in der Interpretation der oben besprochenen Versuchsresultate besteht nur darin, daß

R. Hertwig (43) selbst hat Experimente an Fröschen angestellt, um sich von der Richtigkeit seiner Hypothese zu überzeugen. Er hat die Befruchtung der Eier von verschiedenem Reifegrad unternommen und die Geschlechtsdifferenzierung der betreffenden Kulturen im Laufe der Entwicklung beobachtet. Daraus ergab sich das Resultat, daß die Befruchtung frühreifer und überreifer Eier einen wesentlichen Ueberschuß an männlichen Individuen gegenüber dem Geschlechtsverhältnis normal abgelegter Eier veranlaßte. Daraus zog nun Hertwig den Schluß, „daß das Ei im Laufe seiner Entwicklung seinen Sexualitätscharakter ändert, im frühreifen Zustand männlich ist, auf dem Optimum seiner Entwicklung zum weiblichen Geschlecht tendiert und schließlich bei Ueberreife wieder männlich wird". Er hat auch die Eier eines und desselben Weibchens mit dem Sperma von verschiedenen Männchen befruchtet, und die von Hertwig angeführte Tabelle ergab, „daß die Spermatozoen auf die Entwicklung und sexuelle Differenzierung der Geschlechtsdrüse einen sehr energischen Einfluß ausüben" (p. 69).

Dieser Forscher vertritt also die Ansicht, daß die „geschlechtsbestimmenden Substanzen" sowohl im Ei als auch im Spermatozoon enthalten sind, und das Geschlecht erst nach der Vereinigung beider Geschlechtselemente durch Addition der weiblichen und der männlichen geschlechtsbildenden Substanzen bestimmt wird. In letzter Instanz wurzelt nach Hertwig, wie ich oben erwähnt habe, die Geschlechtsdeterminierung in dem Massenverhältnis der Kernsubstanz zur Plasmasubstanz.

Ich bin weit davon entfernt, diese von R. Hertwig ausgesprochene These zu bestreiten; ich muß hier jedoch hervorheben, daß in den Experimenten R. Hertwigs wie auch seiner Schüler bisher keine zwingenden Gründe für die Hypothese angegeben wurden. Solange z. B. nicht bewiesen ist, daß die Kernplasmarelation der frühreifen und überreifen Eier einerseits von demjenigen der normal abgelegten Eier sich unterscheidet, daß anderseits der Differenzierung des bestimmten Geschlechtes ein bestimmer Reifezustand entspricht, können die Versuchsresultate Hertwigs nicht als Beweis für den kausalen Zusammenhang zwischen der Geschlechtsdeterminierung und der nach der Befruchtung ausgebildeten Kernplasmarelation in dem betreffenden Keime betrachtet werden. Neuerlich hat auch Woltereck (131a) gewichtige Einwände gegen die Hertwigschen Ansichten erhoben.

Auch die Arbeiten von Hertwigs Schülern, und zwar die Arbeit von v. Malsen (69) und Issakowitsch (45—47) (vgl. p. 540), welche ebenfalls den Zusammenhang zwischen Geschlechtsgenese und den die Kernplasmarelation regulierenden Faktoren hervorheben, wurden in einer Abhandlung von T. H. Morgan (78) kritisiert. Dieser Verfasser weist diesbezüglich darauf hin, daß die Resultate v. Malsens nicht eindeutig sind. Nach seiner Ansicht erscheint auf Grund dieser Versuche der Schluß nicht berechtigt, daß die Nahrung den ausschlaggebenden Faktor in der Geschlechtsdeterminierung bilde; man könne auf Grund dieser Versuchsresultate nur zu dem Schluß gelangen, daß besser ernährte Individuen befähigt sind, eine größere Anzahl von weiblichen Eiern zu liefern, als diejenigen, welche hungern gelassen

---

Hertwig eine direkte Beeinflussung der Geschlechtselemente resp. ihrer Kernplasmarelation annimmt, dagegen v. Malsen glaubt, daß diese Beeinflussung nur durch Veränderung der Nahrungsverhältnisse stattfindet.

werden[1]). Dieser Schluß stimmt sonst mit den Versuchsergebnissen T. H. Morgans selbst, welcher seine Beobachtungen an *Phylloxera* angestellt hat. Er ist der Meinung, daß wir auch aus der Genese der weiblichen und männlichen Eier sehr wenig über Geschlechtsdetermination erschließen können. Wir haben doch kein Kriterium, um zu entscheiden, ob ein großes Ei von *Dinophilus apatris* deshalb weiblichen Charakter gewonnen hat, weil viele Zellen zu einem morphologischen Gebilde verschmolzen sind, oder ob dieser weibliche Charakter schon früher das betreffende Element kennzeichnete, und ob vielleicht eben den weiblichen Elementen die große Absorptionsfähigkeit zukommt. Morgan (78) hebt ein schwerwiegendes Argument hervor, welches diese Hypothese zu stützen vermag. Er sagt nämlich, daß, wenn die Geschlechtsbestimmung von der Anzahl der verschmelzenden Ovocyten abhängig wäre, man bezüglich der Volumina von Eiern nicht nur zwei Typen erwarten dürfte, sondern eigentlich eine ganze abgestufte Serie von Eigrößen postuliert werden sollte. Da wir jedoch nur zwei Typen von Eiern bei diesem Tier finden, so muß man die Absorptionsfähigkeit in den Eiern als etwas Inhärentes, etwas Primäres betrachten, wodurch sowohl das Volumen des Eies als auch sein Schicksal bezüglich der Geschlechtsart determiniert wird. In Anbetracht dessen darf man das Geschlecht nicht als einen Charakter betrachten, der durch äußere Faktoren bestimmt wird, sondern als ein Merkmal, welches von inneren Faktoren determiniert wird. Diese Anschauung Morgans halte ich für vollkommen berechtigt. Es scheint mir weiter von Bedeutung zu sein, daß diese Volumendifferenz zwischen den weiblichen und den männlichen Eiern im Fall von Issakowitsch nicht von dem Wachstum der Eier, sondern von der Anzahl der an der Verschmelzung teilnehmenden Elemente abhängt. Wäre dieses große Volumen der weiblichen Eier auf das Wachstum, welches durch Assimilationsfähigkeit bedingt ist, zurückzuführen, so könnte man mit größerer Berechtigung vermuten, daß eine bessere Ernährung das Wachstum fördert. Zu der Behauptung jedoch, daß die bessere Ernährung mehrere Ovocyten zur Verschmelzung bringt, ist kein Grund gegeben.

Auch die Experimente von Hertwig selbst wurden von E. B. Wilson (126) in neuerer Zeit einer Kritik unterzogen. Auf Grund kritischer Erwägung kommt Wilson zu dem Schluß, daß die Experimente von Hertwig und seinen Schülern die Annahme der Geschlechtsdeterminierung von der Kernplasmarelation gar nicht rechtfertigen.

Wir sehen also aus allen diesen Erörterungen, daß die bisherigen Untersuchungen weder für den Einfluß der äußeren Faktoren auf die Geschlechtsdeterminierung, noch für die Abhängigkeit der Sexualdifferenzierung von dem quantitativen Massenverhältnis von Kern- und Plasmasubstanz in den entwicklungsfähigen Zygoten überzeugende Argumente erbracht haben. Wenn man aber in der neueren Literatur Umschau hält, so gewinnt man den Eindruck, daß die Mehrzahl der Versuchsergebnisse für die Determinierung des Geschlechtes in den sexuellen Elementen zu

1) „This would mean not that sex is determined by the nutrition of the parent but only that a well-nourished parent can produced more female eggs than one that is starved“. (Morgan, 78, p. 322.)

sprechen scheinen. Es soll das nicht so verstanden werden, daß die Geschlechtsderterminierung stets bei allen lebenden Organismen z. B. nur vom Ei abhängig ist oder aber nur vom Spermatozoon bestimmt wird; dagegen werden wir bald aus dem Bericht über die neueren Forschungen ersehen, daß oft erst im Befruchtungsmoment die Geschlechtsbestimmung entschieden wird. Diese letzte Auffassung erinnert an die soeben besprochene Anschauung R. Hertwigs; wenn jedoch dieser Autor die Meinung vertritt, daß die quantitativen Verhältnisse zwischen der Kern- und Plasmamasse in den Zygoten ausschlaggebend sind, überzeugen uns die neueren Arbeiten, daß die qualitative Beschaffenheit der Geschlechtselemente hier entscheidend ist.

Zu der in Rede stehenden Kategorie der Versuche können auch die neuen Experimente von H. D. King (57) gerechnet werden. Die Verfasserin wollte nämlich versuchen, ob man durch den Einfluß äußerer Faktoren, welche vor oder während der Befruchtung auf die Geschlechtselemente wirken, eine gewisse Umdifferenzierung ihrer Tendenz hinsichtlich der Geschlechtsgenese nicht veranlassen könnte. Sie hat an Amphibien namentlich an *Bufo* experimentiert. Der Einfluß von Alkohol auf die Eier von *Bufo* die Besamung mit Sperma von verschiedenen Männchenexemplaren, von linken oder rechten Hoden resp. Bläschen hat auf den Prozentsatz der beiden Geschlechter keinen Einfluß. Dagegen hat King (57) bei den Versuchen mit Wasserabsorption während der Befruchtung bessere Resultate erzielt und kommt auf Grund ihrer Versuche zu dem Schlusse, daß das Geschlecht im Ei prädeterminiert ist, und daß es durch die relative Quantität des Wassers während der Befruchtung bedingt ist, resp. durch Veränderung dieser Quantität gewissermaßen umdifferenziert werden kann.

Die Mortalität in den Versuchen macht das Bild der Resultate nicht vollkommen eindeutig.

Von größerer Bedeutung scheint mir noch für unser Problem die schöne ausführliche Arbeit von Kuschakewitsch (63) zu sein, welcher eigentlich in dem sich auf die Geschlechtsgenese beziehenden Teil die Ideen von R. Hertwig weitergeführt hat. Er hat zuerst das Kriterium des Geschlechtes bei Larven von *Rana esculenta* morphologisch festgestellt und suchte sodann mit Hilfe der Hertwigschen Methode (vgl. p. 551) auf die Entwicklung des Geschlechtes einzuwirken. Er hat nämlich künstlich die überreifen Eier befruchtet. Notiert man die Zeit der normalen Befruchtung, und nimmt in aufeinander folgenden Zeitabständen die künstliche Befruchtung vor, so kann dadurch auch der Grad der Ueberreife quantitativ bestimmt werden. Der Prozentsatz der Männchen bei normaler Befruchtung betrug in seinen Versuchen 53. Wurde dagegen die künstliche Befruchtung 89 Stunden später vorgenommen, so hat Kuschakewitsch 100 Proz. Männchen aus der Kultur bekommen. Daraus schließt der Verfasser, „daß die Sexualitätsverhältnisse von dem Reifegrad der Eier in hohem Maße abhängig sind, und daß eine genügende Ueberreife der Eier zur Bildung von rein männlichen Kulturen führt“. Die schönen Resultate von Kuschakewitsch können vorläufig noch nicht sehr verallgemeinert werden, und entsprechende Experimente müßten noch an anderem Material fortgesetzt werden, und zwar auch in der Richtung, ob sich diese Resultate durch das Hertwigsche Prinzip der Kernplasmarelation wirklich erklären lassen.

Diese Ergebnisse widersprechen sonst nicht den heutzutage fast

allgemein angenommenem Prinzip, daß das Geschlecht in den Sexualelementen prädestiniert ist. Sie sprechen aber dafür, daß sich diese Prädestination in der Reifezeit der Eier ändern kann, daß also hier eine gewisse Umdifferenzierung möglich ist.

Die weitere Stütze für die Hypothese, daß das Geschlecht bereits in den Geschlechtselementen determiniert ist, bildete auch die Beobachtung, daß die sogenannten eineiigen Zwillinge[1]) immer von gleichem Geschlecht sind. Bekanntlich ist die embryonale Entwicklung solcher Zwillingsindividuen dadurch charakterisiert, daß sie sich in einem Chorion entwickeln und eine gemeinsame Placenta besitzen. Solche monochoriale Gebilde sind immer von gleichem Geschlecht. Aus dieser Beobachtung wurde der Schluß gezogen, daß das Geschlecht im Ei bereits determiniert ist und, unabhängig von der Natur der Spermatozoen, welche ein solches zweikeimiges Ei befruchten, immer dasselbe Geschlecht aus solchen Keimen resultieren wird. Dieser Anschauung, daß die monochorialen Zwillinge aus einem Ei entstehen, trat vor einigen Jahren A. Rosner (94, 95) entgegen. Er führte seine Untersuchungen an *Dasypus* durch, dessen Weibchen bekanntlich mehrere Junge gebiert, und zwar sind diese stets monochorial und von demselben Geschlecht. Er untersuchte die Eierstöcke von *Dasypus* und stellte dabei fest, daß dort mehrere Follikel miteinander verschmelzen und daß so die mehreiigen Follikel gebildet werden. Die Anzahl der Eier entspricht nach Rosner ungefähr der Zahl der in einem Wurf vorgefundenen Weibchen. Daraus wäre zu schließen, daß den Mehrgeburten bei *Dasypus* die Befruchtung von mehreren Eiern, die aus dem geplatzten mehreiigen Follikel herstammen, zugrunde liegt. Würde sich aber die Angabe A. Rosners (95) auch bestätigen, so schließt sie doch absolut nicht die Hypothese aus, daß das gleiche Geschlecht bei monochorialen Zwillingen auf die entsprechende Determination des Geschlechtes im Ei zurückzuführen ist: Diese Determination müßte nur von den Entwicklungsverhältnissen im Eierstock abhängig sein. Würde diese Entwicklung in einem größeren gemeinsamen Follikel verlaufen, so müßten auch die Entwicklungsbedingungen die gleichen sein und so werden alle Eier desselben Follikels in gleicher Richtung disponiert[2]).

Nimmt man jedoch mit den meisten Gynäkologen an, daß die monochorialen Zwillinge sich aus einem Ei entwickeln, wofür auch die neuen Arbeiten von Fernandez (28) und Newman und Petterson (81) sprechen, so berechtigt das noch nicht zu der Behauptung, daß das Geschlecht einzig und allein vom Ei, nicht aber vom Spermatozoon abhängig ist. Man muß doch auch mit der Möglichkeit rechnen, daß diese Zwillinge durch monosperme Befruchtung eines Eies entstehen und daß erst in den ersten Entwicklungsphasen die Spaltung des Keimes stattgefunden hat. In diesem Fall kann aus dem Geschlecht der eineiigen Zwillinge gar nichts auf den Einfluß des Spermatozoons geschlossen werden.

Wenn man jedoch berücksichtigt, daß die mehreiigen Zwillinge von verschiedenem, dagegen die eineiigen von gleichem Geschlechte sind, so erscheint mir ein Schluß gewissermaßen gesichert, daß näm-

---

1) Vgl. dazu die Monographie von Schwalbe: Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere, II. Teil.

2) Rosner deutet seine Experimente hinsichtlich der Geschlechtsgenese anders.

lich das Geschlecht bei diesen Tieren von der Beschaffenheit der Geschlechtselemente abhängig ist. Diese Beobachtungen erlauben aber keine Schlüsse hinsichtlich des Zeitmomentes, in welchem über das Geschlecht entschieden wird. Wir können nämlich nicht wissen, ob dies vor, während oder nach der Befruchtung geschieht. Sicher ist nur, daß die Entscheidung vor der Teilung des Keimes stattfindet.

Neuere zelluläre Forschungen haben in letzter Zeit zahlreiche neue Tatsachen zutage gefördert, welche diese Auffassung des Zusammenhanges der Geschlechtsdifferenzierung mit der qualitativen Beschaffenheit der Sexualelemente vollauf zu bestätigen scheinen.

Sehr wichtige Resultate sind auf dem Gebiete der Botanik in dieser Richtung gewonnen worden. Wir verdanken sie den geistvoll durchgeführten Versuchen von Correns (15). Dieser für die Zeugungslehre der Pflanzen so bewährte Forscher hat mit Fug und Recht als ausgemacht angenommen, daß die Außenwelt unmittelbar keinen Einfluß auf die Geschlechtsdifferenzierung hat. Es handelt sich in Anbetracht dessen 1) um den definitiven Beweis, ob den Geschlechtselementen die Tendenz zur Ausbildung des männlichen oder des weiblichen Geschlechtes wirklich innewohnt, 2) um die Bestimmung des Zeitpunktes, in welchem die Entscheidung über das Geschlecht des Individuums stattfindet.

Zur Entscheidung der obigen Fragen hat Correns (15) zu seinen Experimenten die in geschlechtlicher Beziehung verschieden beschaffenen Pflanzenarten verwendet. Bekanntlich finden wir bei den sich durch geschlechtliche Fortpflanzung auszeichnenden Pflanzen einzelne Kategorien, und zwar können die Individuen eingeschlechtlich sein, wenn neben rein weiblichen rein männliche Exemplare bestehen. Solche Formen nennen wir zweihäusig oder diöcisch. Demgegenüber bezeichnen wir diejenigen Pflanzen als monöcisch oder einhäusig, in welchen die weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane auf verschiedene Blüten verteilt sind; diese befinden sich jedoch auf einem Pflanzenexemplar. Dagegen zwitterig oder hermaphroditisch nennen wir diejenigen Pflanzen, in welchen die männlichen und die weiblichen Geschlechtselemente sich in einer Blüte und also auf derselben Pflanze befinden.

Bei der Erwägung der Frage, ob den Geschlechtselementen die Tendenz zur Ausbildung des männlichen oder des weiblichen Geschlechtes innewohnt, liegt den Versuchen von Correns folgende Idee zugrunde: Sowohl die der Befruchtung bedürftige Eizelle **A** einer zweihäusigen (diöcischen) Art, als auch eine männliche Keimzelle **B** haben uns unbekannte Geschlechtstendenzen, die wir ermitteln wollen. Bekannt ist dagegen das Geschlecht des Nachkommens, welches als Effekt der realisierten Geschlechtstendenzen beider Keimzellen betrachtet werden könnte. Bezeichnen wir demnach die unbekannte Geschlechtstendenz der Keimzelle A mit x, diejenige der Keimzelle B mit y, das bestimmbare Geschlecht des Nachkommens mit **t**, so bekommen wir eine Gleichung mit zwei Unbekannten

$$x + y = t$$

„Gelingt es, an die Stelle von x eine bekannte Größe zu setzen, so läßt sich y ermitteln, und ebenso ist x bestimmbar, sobald an Stelle von y eine bekannte Größe tritt“. Nun ist es Correns (15) gelungen, diese bekannte Größe in den Keimzellen einer einhäusigen (monöcischen) und zwitterigen Pflanze zu finden.

Den Weg zur Feststellung dieser Tatsache haben die Versuchsresultate mit Kreuzungen ergeben. Um zu entscheiden, was für eine Tendenz die Keimzellen der einhäusigen Pflanzen besitzen, muß eine einhäusige mit einer zweihäusigen Pflanze gekreuzt und der Effekt dieser Kreuzung untersucht werden. Hier stützt sich Correns auf Experimente von Germain de Saint Pierre vom Jahre 1864. Dieser Forscher hat die Kreuzung zwischen zwei Kurbisgewächsen der einhäusigen *Lagenaria vulgaris* und dem zweihäusigen *Sphaerosicyos sphaericus* durchgeführt. Der Bastard hat sich als *Lagenaria vulgaris* einhäusig herausgestellt. Nun fragt man, woher diese Eigenschaft herstammt. Vom *Sphaerosicyos* kann sie ja nicht herrühren, da diese Pflanze zweihäusig war, und da sie von einem von den Eltern abhängen muß, so unterliegt es keinem Zweifel, daß sie durch das Geschlechtselement von *Lagenaria* auf den Nachkommen übertragen worden ist. Es ist damit der Beweis erbracht, daß den Sexualelementen der einhäusigen Pflanzen die Tendenz zukommt, den Charakter der Einhäusigkeit auf die Nachkommenschaft zu übertragen.

Dasselbe Resultat haben auch die Versuche, die Correns selbst an *Brionia alba* und *Brionia dioica* angestellt hat, ergeben.

Die zwittrigen Pflanzen haben ebenfalls die Eigentümlichkeit, die Tendenz der Eingeschlechtlichkeit in ihren Elementen zu enthalten. Den Beweis dafür liefert wieder ein Kreuzungsversuch. Der Bastard von der zwittrigen *Silene viscosa* und dem zweihäusigen *Melandrium album* ist dem zwittrigen Zustande sehr stark genähert. Es unterliegt wieder keinem Zweifel, daß dieses Resultat der dem Geschlechtselement von *Silene* innewohnenden Tendenz zuzuschreiben ist.

Auf Grund dieser und anderer Kreuzungsversuche ist es Correns gelungen, eine sehr wichtige Tatsache festzustellen und zwar: „Alle Keimzellen einer zwittrigen Pflanze haben die gleiche Tendenz, wieder zu zwittrigen Pflanzen zu werden, mögen sie in Staubgefäßen oder Fruchtblättern gebildet sein, und alle Keimzellen einer einhäusigen (monöcischen) Pflanze haben ebenfalls die gleiche Tendenz, wieder zu einhäusigen Pflanzen zu werden, gleichgültig ob sie in männlichen oder weiblichen Blüten gebildet wurden.“ Bei zwittrigen und einhäusigen Pflanzen ist also die Tendenz der Keimzellen bekannt. Diese Tatsache ist von prinzipieller Bedeutung für das Geschlechtsproblem. Dieses Material, also die Keimzellen der einhäusigen und zwittrigen Pflanzen, kann demnach zur Lösung der oben angeführten Gleichung verwendet werden.

Die Methode wurde von Correns (15) folgendermaßen realisiert. Die Keimzellen der monöcischen Pflanzen, deren Geschlechtstendenz bekannt ist, wurden mit den Geschlechtselementen diöcischer Pflanzen, deren Geschlechtstendenz in den Keimzellen ermittelt werden sollte, gekreuzt. Das Geschlecht des Nachkommens kann selbstverständlich bestimmt werden: wir haben also bei Anwendung dieser Methode die Gleichung mit einer Unbekannten. Die Experimente, die ich hier leider nicht näher schildern kann, da ich mich nur auf das wichtigste Prinzip der Versuche beschränken muß, bestanden in den Kreuzungen zwischen verschiedenen *Brionia*-Arten, sodann wurden diese Versuche auch auf andere Pflanzen wie *Silene*, *Melandrium* u. a. ausgedehnt. Die zur Kreuzung verwendeten Pflanzen wurden stets so gewählt, daß die Tendenz eines von den Eltern bekannt war: das ließ sich so durchführen, daß stets eines von den Eltern monöcisch oder zwittrig war.

Diese Versuche[1]) haben für das Problem der Geschlechtsdetermination sehr bedeutsame Resultate ergeben und zwar geht aus den Versuchsresultaten folgendes hervor:

„1) daß die Keimzellen schon progam (vor dem Befruchtungsprozeß) eine bestimmte Geschlechtstendenz haben, und zwar alle weiblichen wieder weibliche Nachkommen zu geben, die männlichen dagegen nur zur Hälfte solche, die zu Männchen werden, zur Hälfte weiblich,

2) daß die endgültige Entscheidung über das Geschlecht jedes Nachkommen erst bei dem Zusammentritt der Keimzellen (also syngam) bei der Befruchtung fällt, und

3) daß beim Zusammentreffen von Keimzellen mit ungleicher Tendenz die männliche die Oberhand gewinnt, so daß dann der Nachkomme stets ein Männchen wird."

Aus allen diesen drei sehr wichtigen Schlüssen geht auch hervor, daß die Genese des Geschlechtes von der Disposition der Geschlechtszellen abhängt, und zwar entscheidet darüber bei den Pflanzen das männliche Geschlechtselement.

Diese so wichtige Entdeckung von Correns harmoniert sehr gut mit dem, was die neueren zellulären Forschungen in der Zoologie auf diesem Gebiete ergeben haben. Um diese Arbeitsrichtung verständlich zu machen, müssen einige Bemerkungen über die moderne Richtung der zytologischen Forschungen vorausgeschickt werden. Aus zahlreichen Literaturangaben, welche sich sowohl auf deskriptive als auch experimentelle Untersuchungsresultate gründen, wurde die Vermutung abgeleitet, daß die während jeder karyokinetischen Kernteilung in der Zelle wahrnehmbaren chromatischen Segmente, welche wir als Chromosomen bezeichnen, innig mit dem Gestaltungsgeschehen verbunden sind. Diese Anschauung, die wir noch später näher besprechen werden, verdankt ihre Verallgemeinerung den Forschungsergebnissen von Strasburger, O. Hertwig, Boveri, Wilson u. a. Es ist aus der elementaren Zellenlehre allgemein bekannt, daß die Chromosomen in allen Zellen derselben Tier- resp. Pflanzenart in derselben Anzahl auftreten. Es wurde bis in die jüngste Zeit fast allgemein angenommen, daß alle diese Chromosomen von gleicher Gestalt sind, so daß sie den Eindruck vollkommen gleichartiger Gebilde machen. In neuerer Zeit bei gründlicherer Untersuchung der zellulären Strukturdetails, bei Anwendung der modernen mikroskopischen Technik hat man sich jedoch überzeugt, daß diese Behauptung in sehr vielen Fällen nicht zutreffend ist.

---

1) Näheres über die Ausführung und Deutung dieser Experimente vgl. in Correns, (15) sehr klar und leicht verständlich geschriebener Arbeit. Ich möchte hier aber auch auf die wichtige Arbeit von Strasburger (110) hinweisen, welcher das Geschlechtsproblem aus anderem Gesichtspunkte erwägt. Die Erwägungen von Strasburger über das Geschlechtsproblem stehen mit den oben besprochenen Corrensschen Versuchsresultaten in gewissem Zusammenhang. Strasburger vertritt aber die Meinung, daß eine richtige Würdigung des Geschlechtsproblems nur auf phylogenetischer Grundlage sich gewinnen läßt. Auf Grund von Erörterungen phylogenetischer Natur kommt er zu der Ueberzeugung, daß die sexuellen Scheidungen an die Reduktionsteilungen in den Pollenmutterzellen geknüpft sind. Correns hat angenommen, daß dabei eine Scheidung in männliche und weibliche Tendenz sich vollzieht. Dagegen nimmt Strasburger an, daß in den Pollenmutterzellen sich nur eine Scheidung in eine stärkere und eine schwächere männliche Tendenz vollzieht, von welchen die stärkere die Weiblichkeit der Eier unterdrückt, die schwächere von der Weiblichkeit der Eier unterdrückt wird.

Von größter Bedeutung ist in dieser Hinsicht die Beobachtung Henkings (41), welcher in den Karyokinesen der Spermatogenese der Feuerwanze, *Phyrrocoris*, außer gleichartig gestalteten Chromosomen noch ein akzessorisches Chromosom (Heterochromosom anderer Autoren) in einem Teil der Spermatozoen festgestellt hat. Die Bedeutung dieser Tatsache wurde jedoch erst später gebührend gewürdigt. Im Jahre 1902 entwickelte Mc Clung (68) die Hypothese, daß diesem akzessorischen Chromosom die Bedeutung eines geschlechtsdeterminierenden Faktors zukommt. Er sprach nämlich die Vermutung aus, daß diejenigen Eier, welche mit dem den akzessorischen Chromosom enthaltenen Spermatozoon befruchtet sind, Männchen ergeben, während sich die mit anderen Samenfäden befruchteten Eier zu Weibchen differenzieren. Es leuchtet ein, daß diese Hypothese sich auf eine Vermutung stützt, daß die Zellelemente der Männchen, welche sich aus dem mehr Chromosomen nach der Befruchtung enthaltenden Ei entwickelt haben, auch mehr Chromosomen in ihren Karyokinesen aufweisen müssen. Die Beobachtungen von Sutton (110) schienen diese Hypothese zu bestätigen, da der genannte Autor bei *Brachystola* 23 Chromosomen in den Spermatogonien, dagegen in den Oogonien und Follikelzellen 22 Chromosomen gesehen hat. Die weiteren Beobachtungen von Montgomery (75) bei *Anasa*, von Gross (37) bei *Syromastes* und von Wallace (115) bei Spinnen sprachen jedoch gegen die Richtigkeit der Mc Cluncschen Hypothese. Gross und Wallace haben in den männlichen Geschlechtszellen zwei sich durch Chromosomenanzahl unterscheidende Arten von Spermatozoen festgestellt, sind jedoch auf Grund ihrer Forschungen zu der Ueberzeugung gelangt, daß sich nur einer von diesen Typen an dem Befruchtungsvorgang beteiligt.

Erst E. B. Wilson (124, 125, 127—130) gebührt das dauernde Verdienst, positiv nachgewiesen zu haben, daß die Elemente der beiden Geschlechter sich wirklich durch verschiedene Anzahl von Chromosomen unterscheiden. In einer Reihe von gründlichen Arbeiten, in denen mehrere Arten von Hemipteren (*Anasa, Alydus, Harmostes, Protenor*) untersucht wurden, führte Wilson den definitiven Beweis, daß die Hypothesen von Mc Clung (68) berechtigt ist. Zwei Arten von Spermatozoen, die sich in der Chromosomenanzahl voneinander unterscheiden, wurden wirklich von ihm festgestellt und außerdem gelang es ihm den Beweis zu erbringen, daß diese beiden Spermatozoenarten wirklich befruchtungsfähig sind. Alle Eier besitzen die gleiche Chromosomenanzahl, und entwickeln sich, je nachdem sie durch die eine oder die andere Spermatozoenart befruchtet werden, zu Männchen oder zu Weibchen. Versuchen wir das Gesagte noch besser zu veranschaulichen, indem wir annehmen, daß die Oogonien n Chromosomen besitzen; dann wird das reife Ei (nach erfolgter Chromosomenreduktion) $\frac{n}{2}$ Chromosomen enthalten. Die Beobachtungen Wilsons zeigen zwei Typen von Spermatogonien. Das eine enthält n Chromosomen, das andere $n-1$, es fehlt nämlich das akzessorische Chromosom. Nun kommt es zu der Befruchtung der Eier durch Spermatozoen von beiden Arten, also:

Das Ei, welches $\frac{n}{2}$ Chromosomen enthält, befruchtet durch Spermatozoen $\frac{n}{2}$ ergibt Weibchen mit **n** Chromosomen.

Das Ei, welches $\frac{n}{2}$ Chromosomen enthält, befruchtet durch Spermatozoen $\frac{n}{2}$—1 ergibt Männchen, welche **n—1** Chromosomen enthalten werden.

WILSON hat noch einen anderen Typus beobachtet: bei *Lygaeus, Euschistus*, *Coenus* und *Podisus* hat er einen anderen Dimorphismus von Spermatozoen festgestellt. Die Spermatozoen unterscheiden sich zwar nicht durch eine verschiedene Chromosomenanzahl, sind jedoch durch die sogenannten Idiochromosomen voneinander unterscheidbar. Die eine Hälfte der Spermatozoen enthält nämlich ein großes, die andere ein kleines Idiochromosom. Nun hat WILSON nachgewiesen, daß diejenigen Eier, welche durch Spermatozoen mit großen Idiochromosomen befruchtet werden, sich zu Weibchen, dagegen die durch Spermatozoen mit kleinen Chromosomen befruchteten Eier zu Männchen entwickeln.

Diese Tatsache wurde gleichzeitig und voneinander unabhängig von E. WILSON und von N. M. STEVENS (108—108b) bei ihren Untersuchungen an *Tenebrio* beobachtet, so daß die Resultate von WILSON in dieser Beziehung absolut sicher sind.

Wenn wir mit *n* die Zahl der Chromosomen in den Zellen, mit *I* das große, mit *i* das kleine Idiochromosom bezeichnen, so wird die Geschlechtsbestimmung bei diesem Typus sich folgendermaßen formulieren lassen:

Das Ei, dessen Kern $\frac{n}{2}$ Chromosomen (einschließlich *I*) enthält, + Spermatozoon, dessen Kern $\frac{n}{2}$ Chromosomen (einschließlich *I*) enthält, = Zygot, dessen Kern *n* Chromosomen (einschließlich *II*) enthält, und der sich zum W e i b c h e n entwickelt.

Das Ei, dessen Kern $\frac{n}{2}$ Chromosomen (einschließlich *I*) enthält, + Spermatozoon, dessen Kern $\frac{n}{2}$ Chromosomen (einschließlich *i*) enthält, = Zygot, dessen Kern *n* Chromosomen (einschließlich *Ii*) enthält und der sich zum M ä n n c h e n entwickelt.

Endlich hat WILSON in einem dritten Typus, welcher seinen Vertreter in *Nazara* hat, in gewöhnlichen Mitosestadien keinen Unterschied in der Zahl und dem Volumen der Chromosomen beobachtet, er hat sich jedoch überzeugt, daß in gewissen Spermatogenesestadien (S y n a p s i s) sich doch ein Unterschied in einem Chromosomenpaar geltend macht und zwar durch die Chromosomen der Spermatozoen bestimmt ist. Dieser Typus wird sich wieder durch die Formel veranschaulichen lassen:

Das Ei mit $\frac{n}{2}$ + Spermatozoon mit $\frac{n}{2}$ Chromosomen ergeben Männchen oder Weibchen von *n* Chromosomen in den Zellen, in beiden Fällen werden in den Zellen zwei gleich große Idiochromosomen enthalten sein.

Die Beobachtungen von STEVENS (108c) über Spermatogonien von *Diabrotica vittata*, *soror* und *12-punctata* (Fig. 56), wie auch die spermatogenetischen Studien von BORING haben die Ergebnisse der WILSONschen Untersuchungen bestätigt und erweitert. Die hier beschriebenen Fälle scheinen alle dafür zu sprechen, daß es gerade die Samenzellen

sind, welche über das Geschlecht der nächsten Generation entscheiden. Manche Beobachtungen widersprechen dieser Behauptung nur scheinbar, die anderen dagegen beweisen in der Tat, daß bei gewissen Tiergruppen die Geschlechtsbestimmung durch das weibliche Element zustande kommt. Zu der ersten Gruppe von Erscheinungen, welche nur scheinbar dem Einfluß des Spermatozoons auf die Geschlechtsentscheidung widersprechen, gehört der Generationszyklus bei Blattläusen. Boveri (11) hat darauf hingewiesen, und dasselbe geht auch aus den Arbeiten von T. H. Morgan (78) und W. B. v. Baehr (1) hervor, daß der Generationszyklus der Aphiden scheinbar nicht vom Spermatozoon abhängig ist. Die Blattläuse vermehren sich bekanntlich viele Generationen hindurch parthenogenetisch, und erst nach mehreren ausschließlich weiblichen Generationen kommt eine, welche befruchtungsbedürftige Weibchen und Männchen erzeugt. Aus den befruchteten Eiern entwickeln sich ausschließlich Weibchen. Nun bemerkt Boveri mit Recht, daß man eigentlich etwas anderes hier erwarten könnte. Wenn nämlich die Insektenmännchen zweierlei Spermien produzieren, deren erste Kategorie männchenbestimmend, die andere weibchenbestimmend ist, warum gehen aus den befruchteten Blattlauseiern nicht zum Teil Männchen hervor? Die Arbeit v. Baehrs (1) gibt die Erklärung dieses Rätsels. Es zeigte sich nämlich, daß hier zwar die Bildung von zwei Arten von Samenzellen eingeleitet wird, daß aber diejenigen spermatogenetischen Elemente, welche kein „Heterochromosoma“ enthalten, welche also nach der Entwicklung zu Spermatozoen männchenbestimmend sein müßten, einer Degeneration anheimfallen. Es bleiben infolgedessen nur diejenigen Samenfäden, welche nach der Befruchtung in die Zygoten die weibliche Entwicklungstendenz einführen.

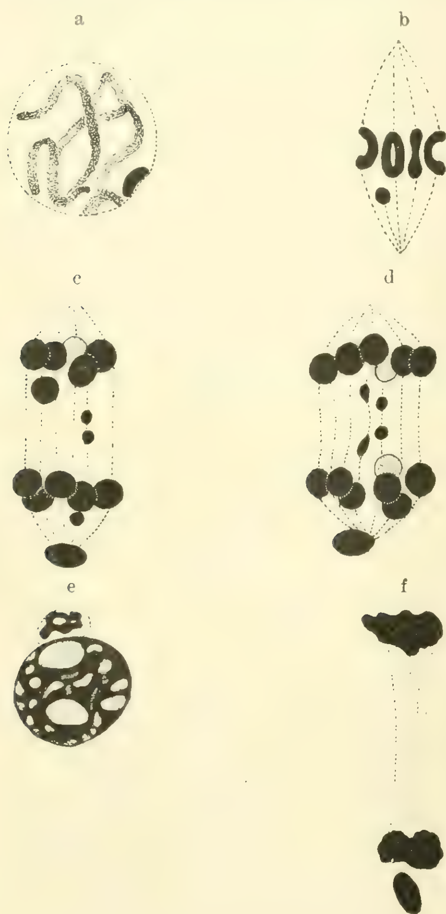


Fig. 56. Die akzessorischen Chromosomen bei den sukzessiv aufeinander folgenden Mitosestadien der spermatogenetischen Zellen von: a, b *Diabrotica vittata*; c, d *Diabrotica 12-punctata*; e, f *Diabrotica soror.* Nach N. M. Stevens (108c).

Aus diesen Studien v. Baehrs (1) ergibt sich also klar, daß auch bei den Aphiden die Spermatozoen über die Geschlechtsbestimmung entscheiden.

Indessen unterliegt es doch keinem Zweifel, daß bei gewissen

Tiergruppen das Ei geschlechtsbestimmend ist. Die genauen Untersuchungen von Baltzer (2, 3) über die Eier- und Spermatozoengenese bei Seeigeln (*Echinus microtuberculatus* und *Strongylocentrotus lividus*) ergaben, daß die 18 Chromosomen, aus welchen der Spermakern zusammengesetzt ist, von verschiedener Größe sind, daß jedoch die Spermatozoen in dieser Hinsicht gleichartig sind. Es gibt dagegen, wie Baltzer nachgewiesen hat, zwei Typen von Eiern, die Chromosomen des ersten Typus unterscheiden sich von denjenigen der Samenfäden nicht, im zweiten Typus aber zeigt eines von den Chromosomen besonders in gewissen Stadien eine abweichende, spezifische Gestalt, es ist das sogenannte „kurze Hakenchromosom". Wir finden es einzig und allein in dem zweiten Typus der Eier, es fehlt dagegen in allen Spermatozoen und in den Eiern erster Kategorie (ungefähr die Hälfte der gesamten Eier). Nun scheint die Schlußfolgerung Baltzers ganz berechtigt zu sein, wenn er annimmt, daß das Ei mit jenem kurzen Hakenchromosoma, von einem beliebigen Spermatozoon befruchtet, sich zu einem Weibchen entwickelt, dagegen ein Ei ohne dieses Hakenchromosoma ein Männchen ergeben wird. Nach Baltzers Feststellung kommt also die geschlechtsbestimmende Rolle dem Weibchen zu.

Bei der Erwägung aller dieser hier zitierten Tatsachen drängt sich unwillkürlich die Frage auf, wie diese „Heterochromosomen" im geschlechtsbestimmenden Sexualelement wirken können? Ueber das Geschlecht entscheidet die Tatsache, ob in dem betreffenden Geschlechtselement das Heterochromosom vorhanden ist oder nicht. Es kann hier also entweder die Qualität dieses bestimmten Chromosoms oder die Quantität der Chromatinmasse durch das Vorhandensein oder das Fehlen des Chromosoms in dem betreffenden Elemente seine Masse vermehren oder verringern.

Der weitaus größte Teil der Autoren ist der Ansicht, daß einzelne Chromosomen jedes Zellkernes qualitativ verschieden sind und daß mit dieser qualitativen Verschiedenwertigkeit der Chromosomen gewisse, in späteren Entwicklungsstadien auftretende Merkmale verknüpft sind, welche im Laufe der Entwicklung sukzessiv aktiviert werden. Diese Anschauung, welche die Wissenschaft den scharfsinnig angestellten Versuchen von Boveri (10) und den Beobachtungen, welche von diesem Autor und seinen Schülern ausgeführt wurden, verdankt, will ich noch später eingehender besprechen. Die Theorie der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen wird auch der Erklärung der Bedeutung, welche die akzessorischen Chromosomen für die Geschlechtsdifferenzierung haben, zugrunde gelegt. Eines von den Merkmalen nämlich, deren Anlage in den Chromosomen inhärent wäre, ist nach dieser Anschauung auch das Geschlecht. Im Sinne dieser Anschauungen wird also das Geschlecht durch die qualitative Beschaffenheit des betreffenden Chromosoms determiniert. E. B. Wilson hat in seinen grundlegenden Studien verschiedene Möglichkeiten der Chromosomenbedeutung erwogen. Man könnte entweder an direkt „geschlechtsbestimmende" Chromosomen denken, oder aber, wenn man den Chromosomen keine bestimmte Geschlechtstendenz zuschreibt, allerdings vermuten, daß verschiedene Chromosomen sich durch verschiedene Aktivität auszeichnen. Die Geschlechtsentscheidung wäre davon abhängig, ob in dem betreffenden Geschlechtselement sich die Chromosomen mit

größerer oder kleinerer Aktivität vorfinden. Diese letzte Anschauung vertritt T. Boveri.

Einen ganz anderen Standpunkt bezüglich der Chromosomenbedeutung nimmt in seiner Arbeit T. H. Morgan (78) ein. Dieser Autor stellte seine Untersuchungen an Vertretern der Aphidenfamilie an. Aus seinen Forschungen geht hervor, daß der Entwicklungszyklus bei dieser Insektenfamilie in gewisser Hinsicht dem Entwicklungsverlauf von *Dinophilus* analog ist, besonders bezüglich der parthenogenetischen und sexuellen Generationen. Die von Morgan untersuchten Phylloxeren weisen folgenden Entwicklungszyklus auf: Im Frühling entwickelt sich aus Wintereiern eine Generation, die als Stammutter bezeichnet wird. Diese legt nach entsprechender Zeit Eier ab, die sich parthenogenetisch entwickeln und die Morgan als Eier der Stammutter bezeichnet. Aus dieser parthenogenetischen Phase resultiert eine geflügelte Generation. Alle Individuen derselben sehen zwar äußerlich vollkommen gleich aus, dagegen unterscheiden sich die von ihnen abgelegten Eier bezüglich ihrer Entwicklungsprodukte: die einen Individuen produzieren Eier, die sich nur zu Männchen entwickeln, die anderen legen nur weibliche Eier ab. Die männlichen Eier sind größer, die weiblichen kleiner. Jedes aus dieser Generation stammende, befruchtete Winterei ergibt im nächsten Frühling die Stammutter.

Morgan (78) untersuchte die Ovo- und Spermatogenese der Phylloxeriden sehr gründlich und gelangte zu der Ueberzeugung, daß in diesem morphogenetischen Prozesse in bestimmten Entwicklungsstadien [1]) eine Elimination gewisser Chromosomen stattfindet. In seiner gründlichen Diskussion über das Problem der Geschlechtsbestimmung führt er aus, daß hier hinsichtlich des kritischen Momentes, in welchem über das Geschlecht entschieden wird, zwei Eventualitäten in Frage kommen. Entweder wirkt der geschlechtsbestimmende Faktor in den Eiern der Stammutter derart, daß er die männchen- und die weibchenproduzierenden Individuen trennt, oder daß erst während des Lebens der geflügelten Individuen irgendein äußerer oder innerer Faktor den Ausschlag gibt.

Auf Grund eingehender Prüfung seiner Beobachtungsresultate erklärt sich Morgan für die erste Alternative. Er glaubt also, daß bereits in dem Ei der Stammutter der Charakter der Individuen der nächsten Generation als der Männchen-, resp. Weibchenproduzenten entschieden ist. Da diese zwei Eierkategorien sich so wie beim *Dinophilus* durch ihr Volumen unterscheiden, so drängt sich die Frage auf, ob nicht eben die größere Masse des Protoplasmas in den Eiern auf das Geschlecht bestimmend einwirkt. Morgan glaubt jedoch, daß diese Volumendifferenzen erst sekundär entstehen und daß andere Faktoren das Geschlecht determinieren. Er untersuchte auch die Genese der Geschlechtselemente bei diesen Tieren und beobachtete dabei die Prozesse der Chromosomenelimination. Eine gründliche Erwägung der Frage, ob eben diese Elimination gewisser Chromosomen mit der Geschlechtsgenese im Zusammenhang steht, führt ihn zu dem Schlusse, daß in jener Zelle, in welcher man eine Elimination der

1) Näheres ist im Original nachzulesen; ein ausführliches Referat über die Untersuchungen von Morgan läßt sich hier nicht geben, ich muß mich nur auf die Resultate beschränken.

Chromosomen feststellen konnte, das Geschlecht des künftigen Individuums bereits entschieden war. „Die chromosomale Elimination ist die Konsequenz, nicht die Ursache des Geschlechtes." „Das weibliche Spermatozoon wird nicht deshalb ein Weibchen produzieren, weil es ein oder zwei Chromosomen mehr enthält, als das männliche, sondern im Gegenteil, es enthält diese Chromosomen, weil andere Veränderungen bereits früher eingesetzt hatten, welche die Aufnahme dieser Chromosomen in die betreffenden Elemente veranlaßt haben." In den Zellen wirkt also ein Mechanismus, welcher der Verschiebung der Chromosomen zugrunde liegt. Dieser Mechanismus bildet nur ein Phänomen in dem Veränderungenkomplex, welchem die Elemente im Momente ihrer geschlechtsbestimmenden Differenzierung unterliegen. Diese Veränderungen gehen jedoch dem Prozeß der Chromosomenelimination voran. Allerdings glaubt auch MORGAN (78) dem Verhalten der Chromosomen hinsichtlich der Geschlechtsdifferenzierung eine gewisse Bedeutung zuschreiben zu müssen, er betrachtet aber diese Erscheinung bloß als ein Glied in der langen Reihe von Veränderungen, welche die Geschlechtsentstehung bedingen. Die Anschauungen MORGANS (78) über das Wesen der ganzen Erscheinung weichen jedoch von den Ansichten anderer Autoren beträchtlich ab. Wir haben nämlich gesehen, daß die Mehrzahl der Forscher den Einfluß der Chromosomen auf die Geschlechtsbestimmung auf deren qualitative Beschaffenheit zurückführt, während MORGAN die Ansicht vertritt, daß die einzelnen Chromosomen gleichartig sind, mögen sie sich nun auch in morphologischer Hinsicht voneinander unterscheiden. Die Geschlechtsdeterminierung hängt im Sinne der MORGANschen Hypothese nicht von gewissen qualitativen, sondern von quantitativen Faktoren ab. Es brauchen ja durchaus nicht qualitativ spezifische Substanzen in einen Zellorganismus eingeführt zu werden, um ihm den anderen Geschlechtscharakter zu verleihen; noch MORGANS Ansicht genügt es vollständig, wenn dieselben Substanzen in größerer Quantität sich in der betreffenden Zelle vorfinden [1]). Gegenüber dem möglichen Einwand, daß man in vielen Fällen auch bei den Insekten keine quantitativen Differenzen in den Chromosomen feststellen kann, bemerkt MORGAN, daß Differenzen doch existieren können, auch wenn sie sich bisher nicht haben feststellen lassen.

Leider wird weder durch die Hypothese der qualitativen Verschiedenwertigkeit der Chromosomen, noch durch die Vermutung, daß es sich bloß um quantitative Verhältnisse in der Chromatinmasse handelt, das Wesen der Geschlechtsdeterminierung erklärt. Ich muß meinerseits bemerken, daß die Untersuchungen BOVERIS (10), auf die ich noch zurückkommen werde, die qualitative Verschiedenwertigkeit beweisen, so daß diese Anschauung nach meiner Meinung besser begründet erscheint. Die Aktivierung dieser Potenzen bleibt jedoch auch in diesem Falle unbekannt.

Faßt man nun die oben besprochenen Forschungsresultate zusammen [2]), so kann man sich der Einsicht nicht verschließen, daß

1) Bei der Besprechung der Fälle, in welchen durch das Hinzutreten eines akzessorischen Chromosoms zu zwei anderen ein Männchen resultiert, dagegen bei Anwesenheit von nur zweien ein Weibchen, sagt MORGAN: „The problem is simplified, if we assume that the three chromosomes are identical, in which case the result is quantitative. Femaleness is only twice maleness in the sense that when one of the three bodies is present a male develops, when two a female" (MORGAN, 78, p. 324).

2) Vgl. auch die Zusammenstellung der modernen Forschungsergebnisse auf diesem Gebiete von WILSON (130).

der weitaus größte Teil der modernen Untersuchungen für die Determinierung des Geschlechtes in den Sexualelementen zu sprechen scheint. Hiermit ist das Problem der Geschlechtsgenese auf die Vererbungslehre zurückgeführt. Als vererbte Eigenschaft wird nämlich diejenige bezeichnet, welche vermittels des Geschlechtselementes sich auf die Nachkommenschaft überträgt. In Anbetracht dessen muß ein Versuch gemacht werden, dieses Problem im Lichte der Vererbungsgesetze zu erwägen. Da jedoch von der Behandlung dieses Gegenstandes vorher noch die Vererbungslehre besprochen werden muß, so will ich zu diesem Thema an der Stelle zurückkehren, wo ich mich mit dem Vererbungsproblem befassen werde.

Anhangsweise möchte ich noch über die neuen Experimente von A. Russo (96) ganz kurz berichten. Russo hat zunächst Untersuchungen angestellt, in denen die Resorptions- und Sekretionsfähigkeit der Eier von Kaninchen geprüft wurde. Auf Grund dieser Versuche behauptet er, daß die Elemente, aus welchen der Eierstock zusammengesetzt ist, in gewisser Hinsicht sich den Zellen der Darmzotten analog verhalten — es kann in ihnen eine Resorptions- und eine Assimilationsphase unterschieden werden. Diese Resorptionsfähigkeit kommt jedoch erst den Keimepithelzellen der geschlechtsreifen Tiere zu. An den Prozessen der Resorption beteiligt sich sowohl das Epithel der Graafschen Follikel wie auch die Zellen der Zona radiata und Zona pellucida, und die verarbeiteten Substanzen gelangen in das Eiplasma.

Russo (96) weist ferner darauf hin, daß verschiedene Literaturangaben die große Bedeutung der phosphorhaltigen Substanzen zu beweisen scheinen, also solcher Substanzen, welche wie Lecithin einen sehr beträchtlichen Bestandteil der Sexualelemente bilden. Es liegt also die Vermutung nahe, daß vielleicht der Gehalt an diesen Substanzen für die Geschlechtsdifferenzierung von Bedeutung ist. In Anbetracht dessen, daß das Keimepithel sich durch Resorptionsfähigkeit auszeichnet, konnten Versuche ausgeführt werden, welche dahin zielten, die Quantität dieser phosphorhaltigen Substanzen im Ei zu vergrößern. Zu diesen Experimenten wurde der Verfasser auch durch die Beobachtung angeregt, daß beim Kaninchen die Eier nicht gleichartig sein sollen, sondern — wie er angibt — zwei Typen darstellen. Er führt auch einige Differenzen an, welche den Unterschied zwischen zwei Eierkategorien darstellen sollen. Ich muß gestehen, daß mich die von Russo (96) gegebenen Abbildungen davon nicht überzeugen. Der Hauptunterschied besteht vor allem eben im Gehalt an deutoplasmatischen (Lecithin-)Stoffen. Nun hat Russo Experimente angestellt, in denen er Kaninchenweibchen Lecithin in subkutanen Einspritzungen, in intraperitonealen Injektionen oder per os verabreichte. Die nun nachfolgende Untersuchung der Präparate ergab tatsächlich eine Assimilation der so eingeführten Substanz durch das Keimepithel. Solche „lecithinierten“ Weibchen wurden befruchtet und die Nachkommen auf ihr Geschlecht untersucht.

Die von Russo angeführte Statistik zeigt, daß bei gewöhnlichen Würfen die Anzahl der männlichen Nachkommen im Verhältnis zu den weiblichen größer ist, die Statistik anderer Autoren (Hurst) spricht dafür, daß bei Kaninchen die beiden Geschlechter durch die gleiche

Individüenzahl vertreten sind. Nach Russos Untersuchungen wurden nun von lecithinierten Weibchen 66 Junge geworfen, davon 26 ♂ und 40 ♀, während die nicht lecithinierte Kultur auf 65 neugeborene Tiere 36 ♂ und 29 ♀ ergab. Daraus schließt Russo auf die Bedeutung des Lecithingehaltes in den Eiern für die Geschlechtsdeterminierung.

Aus diesen Erörterungen ist ersichtlich, daß Russo die Meinung der modernen Biologen teilt, daß das Geschlecht schon in den Sexualelementen determiniert ist, er glaubt jedoch im Gegensatz zu vielen Autoren, daß die Determinierung nicht so fest fixiert ist, daß die Umdifferenzierung etwa nicht möglich wäre. Nach Russo (96) ist die Geschlechtsgenese beim Kaninchen vom Ei nicht vom Spermatozoon abhängig. Ein weiterer Unterschied von anderen Autoren liegt darin, daß nach Russo die Geschlechtsdeterminierung nicht vom Kerne, sondern von der Beschaffenheit des Protoplasmas des Eies bestimmt wird.

Russos Untersuchungsresultate bedürfen jedoch noch zahlreicher Erweiterungen und Ergänzungen. Die Argumente, auf denen er die Hypothese von zwei Eiarten aufbaut, reichen noch lange nicht aus. Die Eifollikel reifen bekanntlich bei Wirbeltieren nicht alle gleichzeitig, sondern sukzessiv, einer nach dem anderen; ich glaube, daß die von Russo angegebenen Unterschiede eben auf verschiedene Reifungsstadien zurückgeführt werden können. Die Statistik Russos ist ebensowenig ausreichend, und die Experimente müßten noch festgesetzt werden. Jedenfalls ist aus den von Russo angeführten Zahlen ersichtlich, daß der Gehalt an deutoplasmatischen Stoffen nur einen Faktor in der Geschlechtsdeterminierung bildet, sonst müßten alle Nachkommen der mit Lecithin behandelten Weibchen immer nur weibliche Nachkommen erzeugen.

Literatur.

(Kap. IV. A—C. Bedingungen der Geschlechtstätigkeit und geschlechtsbestimmende Ursachen.)

1. ***v. Baehr, W. B.***, *Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von Aphis saliceti mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Arch. f. Zellforsch., Bd. 3 (1909).*
2. ***Baltzer, F.***, *Die Chromosomen von Strongylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus. Ebenda, Bd. 2 (1909).*
3. — *Ueber die Entwicklung der Echiniden-Bastarde mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Zool. Anz., Bd. 35 (1909).*
4. ***Bateson, W.***, *Mendel's principles of heredity, Cambridge 1909.*
5. ***Berner***, *Ueber die Ursache der Geschlechtsbildung. Eine biologische Studie, Christiania 1883.*
6. ***Boas, J.***, *Ueber Neotenie. Festschr. f. Gegenbaur, 1896.*
7. ***Boring, A. M.***, *A study of the spermatogenesis of twenty-two species of the Membracidae, Fassidae, Cercopidae and Fulgoridae with special reference to the behavior of the odd chromosome. Journ. of exper. Zool., Vol. 4 (1907).*
8. ***Born, G.***, *Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. Bresl. ärztl. Ztschr., 1881.*
9. ***Boveri, Th.***, *Das Problem der Befruchtung, Jena, Fischer, 1902.*
10. — *Zellenstudien, Heft 6, Jena 1907.*
11. — *Ueber Beziehung des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung. Sitz.-ber. d. Physik.-med. Ged. zu Würzburg, Jg. 1908/9.*
12. ***Calkins, G. N.***, *Studies on the life on Protozoa. IV. Death of the A series. Conclusions. Journ. of exp. Zool., Vol. 1 (1904).*
13. ***v. Chauvin, M.***, *Ueber das Anpassungsvermögen der Larven von Salamandra atra. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 29 (1879).*
14. ***Chun, C.***, *Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. Festschr. f. Leuckart, 1892.*

15. **Correns, C.**, *Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes, Berlin 1909.*
16. **Cuénot, L.**, *Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. Sc. France et Belg., T. 32 (1899).*
17. **Darwin, K.**, *The variation of animals and plants under domestication, 2. ed., 1890.*
18. **Delage, Y.**, *L'hérédité et les grands problems de la biologie expérimentelle, Paris 1903.*
19. **Dickel, F.**, *Die Ursachen der geschlechtlichen Differenzierung im Bienenstaat. Pflügers Arch., Bd. 95 (1903).*
20. — *Das Prinzip der Geschlechtsbildung, Darmstadt 1898.*
21. **Düsing, K.**, *Die Faktoren, welche die Sexualität entscheiden. Jen. Ztschr. Bd. 9 (1883).*
22. — *Die Regulierung der Geschlechtsverhältnisse bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. Ebenda, Bd. 17 (1884).*
23. **Dzierzon, J.**, *Noch etwas über die Befruchtung der Königin. Eichst. Bienenztg., Bd. 1 (1845).*
24. — *Bestimmung und Bestimmungslosigkeit der Drohnen. Ebenda, 1846.*
25. **Enriques, P.**, *Della degenerazione senile nei Protozoi. Atti Acad. Lincei, Vol. 14 (1905).*
26. — *La sexualité chez les protozoaires. Rivista di Scienza, 1909.*
27. **Familier, J.**, *Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane. Flora, Bd. 82 (1896).*
28. **Fernandez, M.**, *Beiträge zur Embryologie der Gürteltiere. 1. Zur Keimblätterinversion und spezifischen Polyembryonie der Mulita (Tatusia hybrida Dasm.). Morph. Jahrb., Bd. 39 (1909).*
29. **Filippi, F. de**, *Sulla larva del Triton alpestris. Arch. per la Zoologia, l'Anatomia e Fisiol., Vol. 1 (1861).*
30. — *Ueber die Larve des Triton alpestris. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 28 (1877).*
31. **Frischholz, E.**, *Zur Biologie von Hydra. Depressionserscheinungen und geschlechtliche Fortpflanzung. Biol. Ctbl., Bd. 29 (1909).*
32. **Fürtz, C.**, *Knabenüberschuß nach Konzeption zur Zeit der postmenstruellen Anämie. Arch. f. Gynäkol., Bd. 28 (1886).*
33. **Geddes, P.**, *and* **Thomson, J.**, *The evolution of sex, London 1901.*
34. **Goldschmidt, R.**, *Einführung in die Vererbungswissenschaft, Leipzig 1911.*
35. **Grassi, B.**, *and* **Sandias**, *The constitution and development of the society of Termites. Quarterly Journ. of micr. Sc., Vol. 39 (1896).*
36. **Grassi, B.**, *Osservazioni intorno al fenomeno della rudimentazione nei Fillosserini. Nota 23. Atti Acad. Lincei Rend., (5) Vol. 19 (1910).*
37. **Gross, F.**, *Ein Beitrag zur Spermatogenese der Hemipteren. Verhandl. d. Deutschen zool. Ges. 14. Vers. 1904.*
38. — *Die Spermatogenese von Syromastes marginatus. Zool. Jahrb., Morph. Abt., Bd. 20 (1904).*
39. **Guignard, L.**, *Observations sur la stérilité comparée des organs reproducteurs des hybrides végétaux. Bull. de la Soc. bot. de Lyon, Année 4 (1887).*
40a. **Heape, W.**, *The „sexual season" of mammals and relation of the „proœstrum" to menstruation. Quart. Journ. of microsc. Sc., Vol. 44 (1901).*
40. **Häcker, V.**, *Allgemeine Vererbungslehre, Braunschweig 1911.*
41. **Henking, H.**, *Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwickelung bei Phyrrhocoris apterus L. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 51 (1891).*
42. **Hertwig, R.**, *Ueber das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. d. Deutschen zool. Ges. 1905.*
43. — *Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. T. III. Ebenda, 1907.*
44. — *Ueber den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Ctbl., Bd. 32 (1912).*
45. **Issakowitsch, A.**, *Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Ebenda, Bd. 25 (1905).*
46. — *Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 69 (1907).*
47. — *Es besteht eine zyklische Fortpflanzung bei den Cladoceren, aber nicht im Sinne Weismanns. Biol. Ctbl., Bd. 28 (1908).*
48. **Ivanoff, E. J.**, *La fonction des vésicules séminales et de la glande prostatique dans l'acte de la fécondation. Journ. de Phys. et de Pathol. expér., T. 1 (1900).*
49. — *Ueber die künstliche Befruchtung von Säugetieren und ihre Bedeutung für die Erzeugung der Bastarde. Biol. Ctbl., Bd. 23 (1903).*
50. — *Untersuchungen über die Ursachen der Unfruchtbarkeit von Zebroiden (Hybriden von Pferden und Zebra). Ebenda, Bd. 25 (1905).*
51. **Janczewski, E.**, *Sur les anthères stériles des Grosseilliers. Bull. de l'Ac. d. Sc. de Cracovie, 1909.*

52. **Jost, L.**, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Jena 1908.*
53. **Kammerer, P.**, *Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. III. Mitt. Die Nachkommen der nicht brutpflegenden Alytes obstetricans. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 28 (1909).*
54. **Kellogg, V. L.**, *and* **Bell, R. G.**, *Notes on Insect bionomics. Journ. of exp. Zool., Vol. 1 (1904).*
55. **King, H. D.**, *Food as a factor in the determination of sex in Amphibians. Biol. Bull., Vol. 13 (1907).*
56. — *Studies on sex determination in Amphibians. II. Ebenda, Vol. 16 (1909).*
57. — *Studies on sex determination in Amphibians. IV. The effects of external factors acting before or during the time of fertilization on the sex ratio of Bufo lentiginosus. Ebenda, Vol. 20 (1911).*
58. **Klebs, G.**, *Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32 (1898).*
59. — *Ueber Probleme der Entwickelung. Biol. Ctbl., Bd. 24 (1904).*
60. **Kollmann, J.**, *Die Ueberwinterung von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung der mexikanischen Axolotl. Verhandl. Nat. Ges. Basel, Bd. 7 (1884).*
61. **Korschelt, E.**, *Ueber Bau und Entwicklung von Dinophilus apatris. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 37 (1882).*
62. **Kowalewsky, S.**, *Der geschlechtsbestimmende Faktor bei Tieren. Biol. Ctbl., Bd. 31 (1911).*
63. **Kuschakewitsch, S.**, *Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta. Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. Festschr. f. R. Hertwig, Jena 1910.*
63a. **Lang, A.**, *Ueber Vorversuche zu Untersuchungen über Varietätenbildung von Helix hortensis Müller und Helix nemoralis L. Festschr. z. 70. Geburtstage E. Haeckels, Jena 1903.*
64. **v. Lenhossék, M.**, *Das Problem der Geschlechtsbestimmenden Ursachen, Jena 1903.*
65. **Leuckart, R.**, *Bericht über Zergliederung einer unbefruchtet ein- und durchgewinterten Bienenkönigin. Eichst. Bienenztg., Bd. 11 (1855).*
66. — *Sur l'arrenotokie et la parthénogenèse des abeilles et des autres Hymenoptères qui vivent en société. Bull. de l'Acad, Bruxelles, 1857.*
67. **Lo Bianco, S.**, *Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mitt. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. 19 (1909).*
68. **Mac Clung, C. E.**, *The accessory chromosomes determinant. Biol. Bull. Woods Holl, Vol. 3 (1902).*
69. **v. Malsen, H.**, *Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des Dinophilus apatris. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 69 (1907).*
70. **Maupas, E.**, *Sur la multiplication des Infusoires ciliées. Arch. de Zool. exp. et géner, Sér. 2, T. 6 (1888).*
71. — *Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliées. Ebenda, Sér. 2, T. 7 (1889).*
72. — *Sur la déterminisme de la sexualité chez Hydatina senta. Compt. rend. de l'Acad. de Sc. Paris, T. 113 (1891).*
73. **Montgomery, Th. jun.**, *Study of the chromosomes of the germ-cells of Metazoa. Trans. Amer. Phil. Soc., Vol. 20 (1901).*
74. — *Further studies on the chromosomes of the Hemiptera heteroptera. Proc. Acad. Natur. Sc. Phil., 1901.*
75. — *Some observations and considerations upon the maturation phenomena of germcells. Biol. Bull., Vol. 6 (1904).*
76. **Mordwilko, O.**, *Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse Aphididae Passerini. Biol. Ctbl., Bd. 29 (1909).*
77. **Morgan, Th. H.**, *Evolution and adaptation, New York 1903.*
78. — *A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. of exp. Zool., Vol. 7 (1909).*
79. — *Experimental Zoology, New York, 1906.*
80. — *Experimentelle Zoologie, übers. von Helene Rhumbler, Leipzig u. Berlin 1909.*
81. **Newman, H.** and **Patterson, J.**, *The development of the nine-banded armadillo. Journ. of Morphol., Vol. 21 (1910).*
82. **Nussbaum, M.**, *Zur Differenzierung des Geschlechtes im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 18 (1880).*
83. — *Entstehung des Geschlechtes bei Hydatina senta. Ebenda, Bd. 49 (1899).*
84. — *Geschlechtsentwicklung bei Polypen. Sitz.-ber. d. Niederr. Ges. f. Natur- u. Heilk. Bonn, Bd. 27 (1892).*
85. — *Die Entstehung des Geschlechts. 16. Congrès intern. de Médec. Compt. rend., Budapest 1910.*

86. **Nussbaum-Karsten-Weber,** *Lehrbuch der Biologie für Hochschulen, Leipzig 1911.*
87. **Papanicolau, G.,** *Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden. Biol. Ctbl., Bd. 30 (1910).*
88. — *Ueber die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden. Ebenda, Bd. 30 (1910).*
89. **Petrunkewitsch, A.,** *Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb., Bd. 14 (1901).*
90. — *Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Ebenda, Bd. 17 (1902).*
91. **Pflüger, E.,** *Ueber die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 29 (1882).*
92. **Punnett, R. C.,** *On nutrition and sex-determination in Man. Proc. of the Cambr. Philos. Soc., Vol. 12 (1903).*
93. — *Sex-determination in Hydatina with some remarks on parthenogenesis. Proc. Royal Soc., London B, Vol. 78 (1906).*
94. **Rosner, A.,** *O powstawaniu ciąży bliźniaczej monochorialnej. Rozpr. Ak. Umiej. Wydz. Mat-Przyr, Kraków 1901.*
95. — *Sur la genèse de la grossesse gémellaire monochoriale. Bull. Acad. des Sc. de Cracovie, 1904.*
96. **Russo, A.,** *Studien über die Bestimmung des weiblichen Geschlechtes, Jena 1909.*
97. **v. Scharfenberg, U.,** *Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von Daphnia magna. Intern. Revue Hydrobiol. Leipzig Bd. 3, Biolog., Suppl. 2 (1910).*
98. **Schimper, A.,** *Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage, Jena, Fischer, 1910.*
99. **Schultz, E.,** *Prinzipien der rationellen vergleichenden Embryologie, Leipzig, Engelmann, 1910.*
100. **Schultze, O.,** *Was lehren uns Beobachtung und Experiment über die Ursachen männlicher und weiblicher Geschlechtsbildung bei Tieren und Pflanzen. Sitz.-ber. Physik.-med. Ges. Würzburg, 1902.*
101. — *Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 63 (1903).*
102. **Seeliger, O.,** *Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoiden. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 6 (1893).*
103. **Shull, A. F.,** *Studies in the life cycle of Hydatina senta. I. Artificial control of the transition from the parthenogenetic to the sexual method of reproduction. Journ. of exp. Zool., Vol. 8 (1910).*
104. — *The artificial production of the parthenogenetie and sexual phases of the life cycle of Hydatina senta. Amer. Natur., Vol. 44 (1910).*
105. **v. Siebold, C.,** *Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen, Leipzig, Engelmann, 1856.*
106. **Standfuss, M.,** *Die Resultate 30-jähr. Experimente mit bezug auf Artbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. Verhandl. d. Schweiz. naturf. Ges. Luzern, 1906.*
107. **Stephan, P.,** *Sur l'interprétation de quelques détails histologiques des organes génitaux des hybrides. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, T. 55 (1903).*
108. **Stevens, N. M.,** *Studies in spermatogenesis with especial reference to the „Accessory Chromosome“. Carn. Inst. Washington Publ., 1905, No. 36.*
108a. — *Studies in spermatogenesis. 2. A comparative study of the heterochromosomes in certain species of Coleoptera, Hemiptera and Lepidoptera with especial reference to sex determination. Ebenda, Vol. 36 (1906), No. 2.*
108b. — *A study of the germ cells of certain Diptera with reference to the heterochromosomes and the phenomena of synapsis. Journ. of exper. Zool., Vol. 5 (1908), No. 3.*
108c. — *The chromosomes in Diabrotica vittata, Diabrotica soror and Diabrotica 12-punctata. A contribution to the literature on heterochromosomes and sex determination. Ebenda, Vol. 5 (1908).*
109. **Strasburger, E.,** *Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung, Jena 1909.*
110a. — *Ueber geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48 (1910).*
110. **Sutton, W. S.,** *The chromosomes in heredity. Biol. Bull., Vol. 4 (1903).*
111. **Thury,** *Mémoire sur la loi de production des sexes chez les plantes, les animaux et l'homme, Genève 1863.*
112. **Tischler, G.,** *Ueber die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribeshybriden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42 (1906).*
113. — *Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zollforsch., Bd. 1 (1908).*
114. **Wagner, N.,** *Spontane Fortpflanzung bei Insektenlarven. Denkschr. d. Kaiserl. Univers. Kasan, 1862.*

115. **Wallace, L. B.**, *The spermatogenesis of the spider. Biol. Bull., Vol. 8 (1905).*
116. **Weismann, A.**, *Zur Naturgeschichte der Daphniden. T. 1. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 27 (1876).*
117. — *Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden. T. II—IV. Ebenda, Bd. 28 (1877).*
118. — *Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden. T. VI u. VII. Ebenda, Bd. 33 (1880).*
119. **v. Wettstein, R.**, *Ueber sprungweise Zunahme der Fertilität bei Bastarden. Wiesner-Festschr., Wien 1908.*
120. **Whitney, D. D.**, *Determination of sex in Hydatina senta. Journ. of exp. Zool., Vol. 5 (1907).*
121. — *The influence of external factors in causing the development of sexual organs in Hydra viridis. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 24 (1907).*
122. — *The influence of external conditions upon the life cycle of Hydatina senta. Science, Vol. 32 (1910).*
123. **Wille, N.**, *Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachstum der Membranen durch Intussusception. Vid. Selsk. Forhandl., Christiania 1886, No. 5.*
124. **Wilson, E. B.**, *Studies on chromosomes. 1. Journ. of exp. Zool., Vol. 1 (1905).*
125. — *Studies on chromosomes. 2. Ebenda, Vol. 1 (1905).*
126. — *A new theory of sex-production.. Science, Vol. 23 (1906), No. 8.*
127. — *Studies on chromosomes. 3. Journ. of exp. Zool., Vol. 3 (1906).*
128. — *Studies on chromosomes. 4. Ebenda, Vol. 6 (1909).*
129. — *Recent researches on the determination and heredity of sex. Science, N. S. Vol. 29 (1909).*
130. — *The sex chromosomes. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77 (1911).*
131. **Woltereck, R.**, *Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Biol. Ctbl., Bd. 30 (1910).*
131 a. — *Ueber Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Intern. Rev. d. g. Hydrobiologie, Bd. 4 (1911).*
132. **Woodruff, L. L.**, *Two thousand generation of Paramaecium. Arch. f. Protistenk., Bd. 21 (1911).*
133. **Yung, E.**, *Contributions à l'histoire de l'influence des milieux physico-chimiques sur les êtres vivants. II. Arch. de Zool. expér. et génér., T. 1 (1883).*
134. — *De l'influence des variations du milieu physico-chimique sur le développement des animaux. Arch. d. Sc. phys. et natur., T. 14 (1885).*

D. Geschlechtstätigkeit der männlichen Individuen.

1. Die Bildung der männlichen Geschlechtszellen, ihre morphologische Struktur.

a) Morphogenetische Skizze der Spermatogenese.

Aus dem, was wir im vorigen Kapitel als Kriterium des Geschlechtes erkannt haben, ergibt sich, daß das Wesen der Geschlechtstätigkeit in der Produktion der Sexualelemente besteht. In diesem Kapitel wollen wir uns speziell mit den männlichen Individuen befassen.

Bei den Protozoen gestalten sich, wie aus der Zoologie bekannt ist, die Verhältnisse in vielen Fällen wesentlich anders, als bei den Metazoen, da hier eine Zelle dem ganzen Metazoenorganismus, nicht einer Metazoenzelle, entspricht. Die Bildung von echten Geschlechtselementen tritt nur in manchen Protistengruppen ein. Darunter verstehen wir gewisse morphogenetische Vorgänge, bei denen bestimmte Umwandlungen des Organismus resp. seiner Teile stattfinden und daraus entsprechend der Sexualfunktion angepaßte Geschlechtselemente resultieren. Diese, oft recht verwickelten, Vorbereitungs-

stadien umfassen oft mehrere Zellgenerationen, und betreffen nicht nur das Protoplasma, sondern auch den Kern der betreffenden Zelle.

Ich verzichte hier auf eine detaillierte Beschreibung dieser Vorgänge und möchte nur bezüglich der Kernveränderungen darauf hinweisen, daß in dieser Periode, die wir die Reifungsperiode nennen, die sogenannten Reduktionsvorgänge stattfinden. Was verstehen wir unter dem Reduktionsprozeß bei der Bildung der Geschlechtselemente ?

Um auf diese Frage Antwort zu geben, müssen wir uns vergegenwärtigen, daß die Aufgabe der Geschlechtselemente in der Erzeugung einer neuen Generation von Organismen besteht, welche aus der Verschmelzung zweier Geschlechtszellen resultiert. Da die Zellen der neu erzeugten Generation dieselbe Anzahl der elementaren Kernkomponenten (Chromosomen) wie die Zellen der elterlichen Organismen besitzen sollen, so müssen selbstverständlich auch die Kerne der Geschlechtszellen entsprechend angepaßt sein, sodaß nach ihrer Verschmelzung der Kopulationskern auch in quantitativer Beziehung sich von dem Kerne der vorherigen Generation nicht unterscheide. Unter den Reduktionsvorgängen verstehen wir jene morphologischen Einrichtungen, welche bei der Bildung der Geschlechtselemente eine Herabsetzung der Kernsubstanzmenge in diesen Elementen zur Folge haben. Der Mechanismus dieses Prozesses ist bei verschiedenen Typen recht verschieden, ich gehe hier darauf nicht näher ein und verweise auf die Werke über Protozoenmorphologie, besonders auf die Bücher von Lang (98), Calkins (42) und Doflein (52).

Bei den Metazoen beschränkt sich die Produktion der Geschlechtselemente in der Regel auf gewisse diesem Zwecke angepaßte Körperregionen. Ich verweise bezüglich der Darstellung der morphologischen Prozesse der Geschlechtselemente der Wirbellosen auf das ausgezeichnete Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen von Korschelt und Heider (91, Allgemeiner Teil, p. 397—529), hinsichtlich der Wirbeltiere auf das von Waldeyer (166) in O. Hertwigs Handbuch bearbeitete Kapitel (Bd. 1, p. 87—476) und werde hier nur die für die Physiologie wichtigsten Punkte hervorheben.

Bei den niederen Wirbellosen (Cölenteraten, zum Teil bei den Würmern, speziell den Plathelminthen) ist die Bildung der Spermatozoen noch nicht ganz genau lokalisiert. Besonders ist dies bei den Poriferen der Fall, wo eigentlich von Lokalisation noch keine Rede ist und bei denen die Geschlechtselemente diffus im Parenchym entstehen. Ganz primitiv sind die Geschlechlechtsorgane bei gewissen Cölenteraten, wie *Hydra*, wo sie sich aus subepithelialen Zellen in der unter den Tentakeln liegenden Partie ausbilden. Fig. 57 stellt den Längsschnitt des Hydraorganismus dar, welcher nicht nur eine Knospe bildet, sondern gleichzeitig die männlichen und die weiblichen Gonaden ausgebildet hat. Die ersteren (Fig. 57 *t*) sehen wir in der oberen Körperpartie des Tieres. Wie die aus der Arbeit von Anders reproduzierten Fig. 58 und 59 zeigen, sind an diesem Prozeß die ektodermalen, resp. subepithelialen Elemente beteiligt. In diesem Fall ist also keine Abgrenzung des sich bildenden Organs, der Genitaldrüse, wahrnehmbar, obschon der Prozeß der Produktion der Geschlechtselemente bereits lokalisiert ist.

Auch bei den Turbellarien und Nemertinen sind die männlichen Geschlechtsorgane gegen ihre Umgebung sehr wenig abgegrenzt und liegen im Parenchym des Körpers. Dagegen finden sich bei den Anneliden Stellen, welche als Wucherungen des peritonealen Epithels entstehen und also bloße Zellenhaufen primitive Geschlechtsdrüsen darstellen.

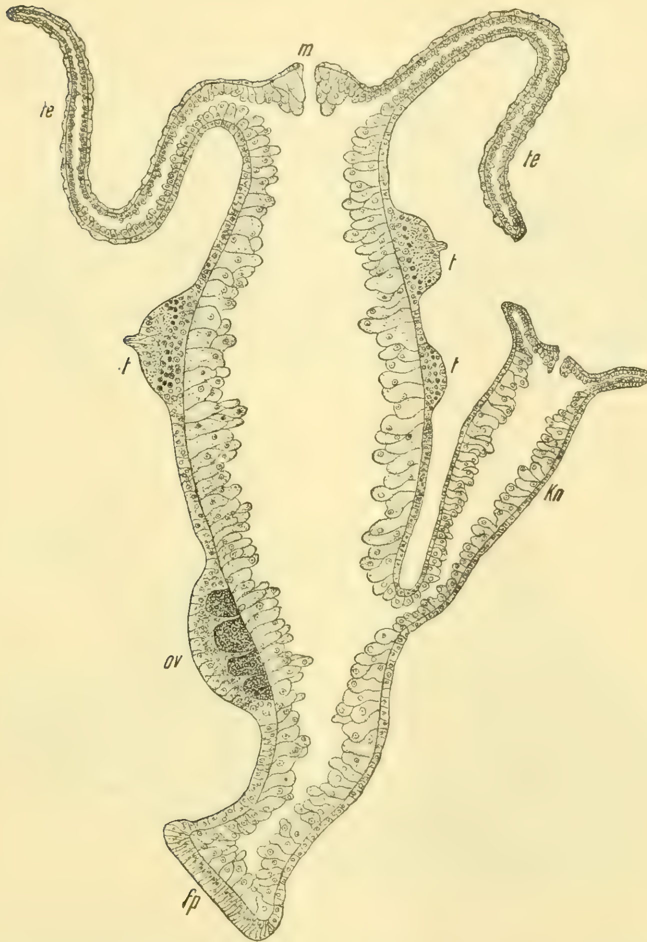


Fig. 57. Längsschnitt einer *Hydra*, die sich in geschlechtlicher Fortpflanzung befindet; in etwas schematisierter Darstellung nach einem Schnitt gezeichnet, welcher gleichzeitig mehrere Hoden (*t*) in etwas verschiedenen Entwicklungsstadien, ein Ovarium (*ov*) und eine Knospe zeigt (nach ADERS). *fp* Fußplatte, *kn* Knospe, *m* Mundöffnung, *te* Tentakel. Nach ADERS (1) aus KORSCHELT und HEIDER (91).

Die weitere Differenzierung der Geschlechtsdrüsen besteht in einer genauen Abgrenzung des epithelialen Gewebes von der Umgebung, was vermittels des Bindegewebes zustande kommt und sich eventuell in der Scheidung einzelner Partien des so abgegrenzten Organs durch bindegewebige Septen äußert. Das Prinzip der Organisation der männlichen Geschlechtsdrüse ist demnach das folgende: Das Organ bildet entweder einen einfachen Schlauch, welcher aus Keimzellen zusammengesetzt und vom Bindegewebe umhüllt und abgegrenzt ist (Fig. 60), oder es ist noch komplizierter, indem das Bindegewebe außer der äußeren Scheide noch im Innern des Organs einzelne Septen bildet, durch welche das Keimepithel in einzelne Läppchen, resp. Tubuli eingeteilt ist.

Zur Bildung der Geschlechtselemente (vgl. Schema Fig. 62) dienen nur die Keimzellen, welche sich in der Regel mehrmals hintereinander teilen. Durch diese Teilungen entstehen zuerst mehrere Generationen; man bezeichnet sie als Spermato-



Fig. 58.



Fig. 59.

Fig. 58 u. 59. Die Bildung der männlichen Gonaden von *Hydra*. *Ekt.* ektodermales Blatt, *Ent.* entodermales Blatt, *Gon.* die ektodermalen Zellen in Teilung und Differenzierung zu Keimzellen begriffen, *DZ.* die Deckzellen, welche die Gonade bedecken. Nach Aders (1).

gonien und durch diese vermehrt sich das Bildungsmaterial der Keimzellen beträchtlich.

Sodann teilt sich die letzte Generation der Spermatogonien, und daraus resultieren zwei Spermatocyten I. Ordnung, die wieder durch weitere Teilung zwei Spermatocyten II. Ordnung ergeben. Aus der letzten spermatogenetischen Teilung, und zwar aus der Teilung der Spermatocyten II. Ordnung, entstehen zwei Spermatiden. Damit ist die erste Phase der Spermatogenese, die Phase der Teilungen der Keimzellen, abgeschlossen. Während dieser Phase der Spermatogenese ist auch die Reduktion der Kernsubstanz eingetreten, und zwar verminderte sich hier nicht nur die Anzahl der Chromosomen, sondern auch die absolute Menge der chromatischen Substanz bis zur Hälfte. Auf den Mechanismus der Reduktionsvorgänge gehe ich hier nicht näher ein und verweise auf die Lehrbücher der Histo-

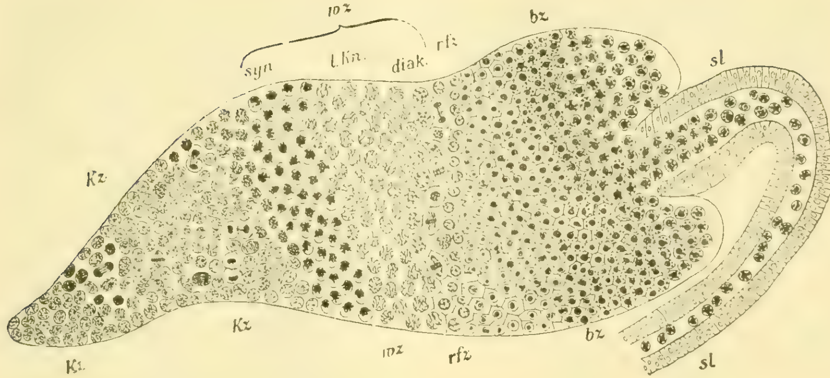


Fig. 60. Primitiver Typus der Struktur der männlichen Geschlechtsdrüse mit dem Samenleiter (*sl*) von *Heterocope saliens.* In der Drüse sind verschiedene Zonen zu unterscheiden, in welchen sukzessive Entwicklungsstadien der Spermatozoen sich finden. In der Keimzone (*Kz*) bilden und vermehren sich die Spermatogonien, in der Wachstumszone (*wz*) wachsen die Elemente, man sieht hier auch verschiedene Mitosestadien (*syn, L.kn., diak.*), in der Reifungszone (*rfz*) vollzieht sich die Bildung der letzten spermatogenetischen Generation, der sogenannten Spermatiden, in der Bildungszone *bz* ihre Umwandlung in Spermatozoen. Nach HÄCKER aus KORSCHELT und HEIDER (91).

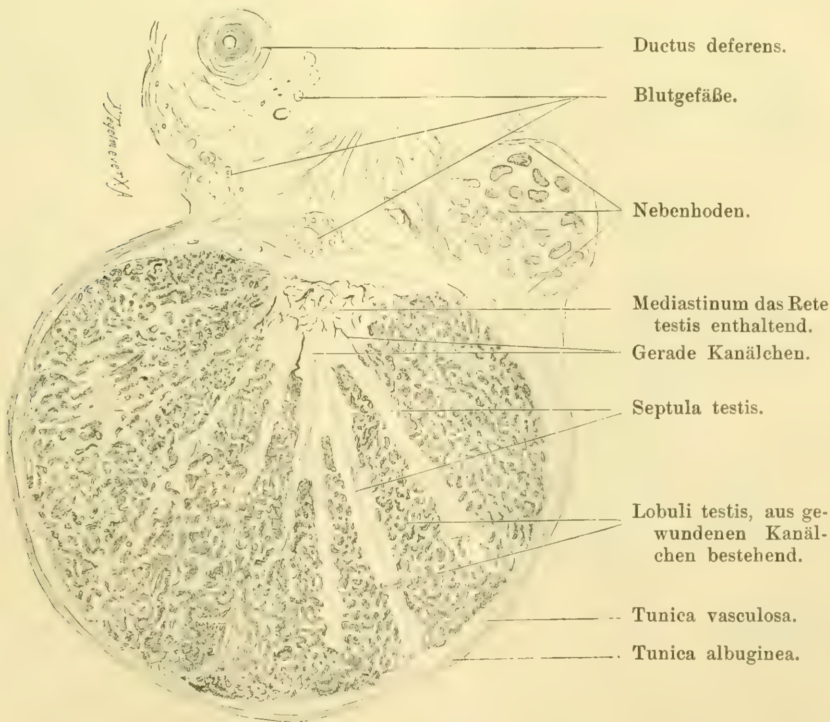


Fig. 61. Männliche Geschlechtsdrüse vom Menschen. Die Drüse ist von Bindegewebe umgeben, welches die Septen zwischen einzelnen Systemen der Samenkanälchen enthält. Nach STÖHR (160a).

logie und Embryologie. Es genügt für uns die Erwähnung, daß das Hauptprinzip des Mechanismus der Reduktionsprozesse in zwei Hauptpunkten besteht. 1) Die Reduktionskaryokinese unterscheidet sich von anderen mitotischen Teilungen (vgl. die Beschreibung der gewöhnlichen Mitosen auf p. 513) dadurch, daß in einer spermatogenetischen Teilung die Längsteilung der Chromosomen ausbleibt. Es teilt sich nicht jedes einzelne Chromosom, sondern die in zwei Reihen geordneten Chromosomen rücken in zwei Gruppen nach entgegengesetzten Polen, so daß jede Tochterzelle die Hälfte der Chromosomenzahl bekommt. 2) Zwischen zwei aufeinander folgenden Teilungen bleibt das Ruhestadium des Kernes aus. Bekanntlich findet im Ruhestadium gewöhnlich die Chromatinregeneration statt (vgl. p. 513), was beim Ausbleiben des Ruhestadiums in Wegfall kommt.

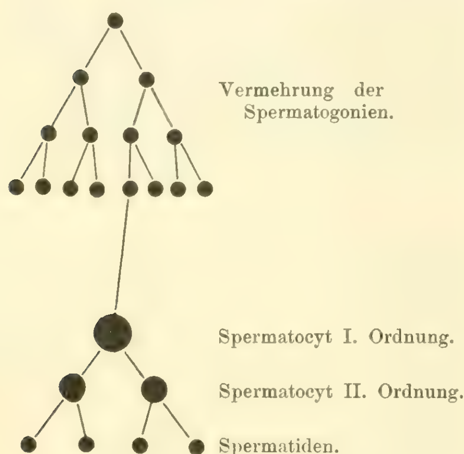


Fig. 62. Schema der Spermatogenese.

In den Spermatiden ist somit sowohl die Zahl der Chromosomen, als auch die Chromatinmenge reduziert. Es ist noch zu beachten, daß die Kernteilungen der Spermatogenese auch ohne Plasmateilung verlaufen können. Auerbach hat einen solchen Prozeß bei *Palludina vivipara*, Godlewski (68) bei *Helix pomatia* beschrieben. In diesem Fall können in einem Plasmaleib mehrere Spermatidenkerne entstehen (Fig. 63), demnach entstehen auch mehrere Spermatozoen aus einem plas-



Fig. 63.



Fig. 64.

Fig. 63. Mehrkernige Spermatide von *Helix pomatia*, welche durch das Ausbleiben der Plasmateilung beim Fortschreiten der spermatogenetischen Kernteilung entstanden ist. Nach Godlewski (68).

Fig. 64. Spermatozoen der Turbellarien. A und B von *Plagiostoma Giardi* (lebend aus der Samenblase), C von *Plagiostoma sulphureum* (gefärbt), D von *Plagiostoma maculatum*. Nach Böhmig aus Korschelt und Heider (91).

matischen mehrkernigen Territorium. Mit der Ausbildung der Spermatiden ist, wie oben bereits erwähnt, die Phase der spermatogenetischen Teilungen vollendet und es beginnt jetzt die zweite Phase, **die Transformation der Spermatiden** in Spermatozoen. Dieser Prozeß besteht in morphologischer, chemischer und physiologischer Differenzierung. Daß eine solche dreifache Differenzierung wirklich stattfindet, ist aus dem Unterschied zu ersehen, welcher sich zwischen allen anderen Zellen der Spermatozoen feststellen läßt.

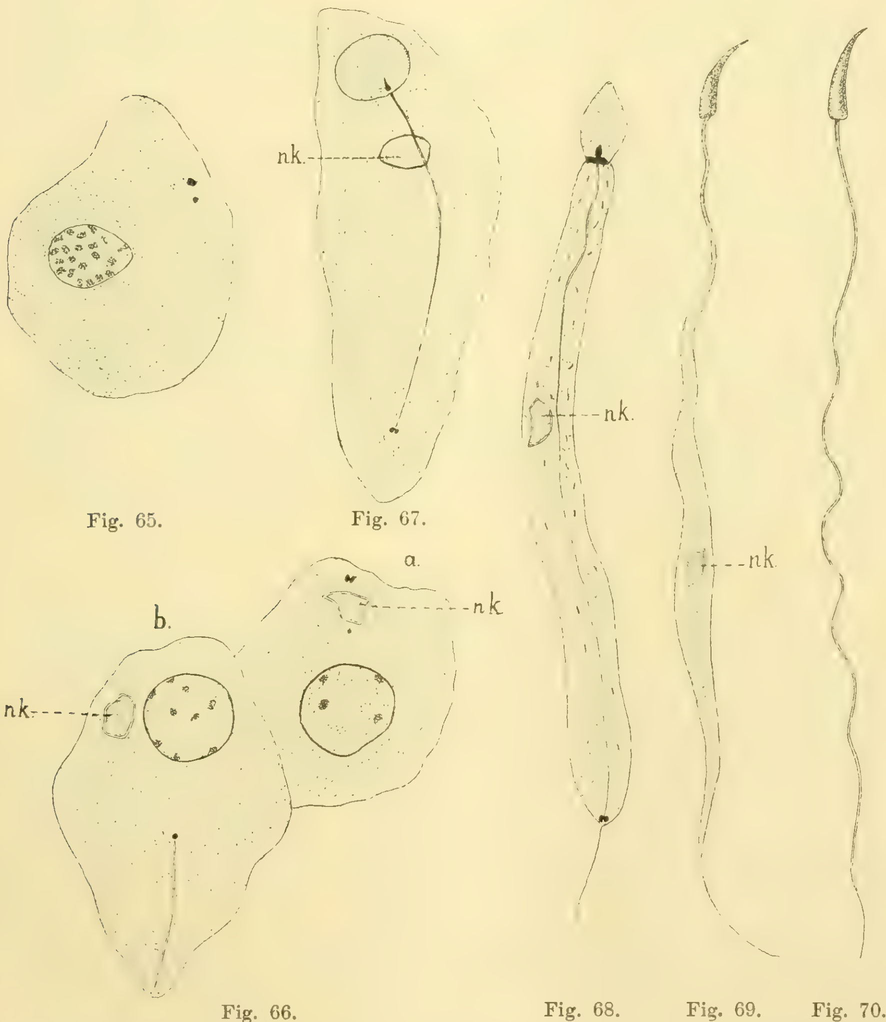


Fig. 65—70. Transformation der Spermatide von *Helix pomatia* in Spermatozoen. Die sukzessiven Stadien der Umwandlung. *nk* Nebenkern. Nach KLEINERT (89).

Bezüglich der morphologischen Veränderungen bei der Transformation können solche Tierformen unterschieden werden, bei denen die Veränderungen während des Transformationsprozesses nicht besonders groß sind, so daß die Gestalt und Struktur der Geschlechtselemente einen ausgeprägten, sofort auffallenden Charakter zur Schau

tragen. Fig. 64 stellt Spermatozoen der Turbellarien dar, welche mehr cellulären Charakter aufweisen. Bei anderen Tieren dagegen sind die Veränderungen der Gestalt und der Struktur der Zellen bedeutend stärker. Unsere bisherigen Kenntnisse dieser morphologischen Transformationserscheinungen, welche die Spermatiden bei ihrer Umwandlung in Spermatozoen erfahren, verdanken wir besonders den langjährigen ausgezeichneten Studien von F. Meves. Ich verweise auf die Arbeiten von Meves, besonders auf die Zusammenstellung seiner Resultate (121), in welcher auch die ganze Literatur dieses Gebietes bis zum Jahre 1901 angegeben ist; hier möchte ich diesen interessanten Prozeß nach der neuesten Arbeit von Kleinert (84), welcher die Spermatogenese bei der Schnecke *Helix pomatia* beschrieben hat und dessen Resultate mit denjenigen von Meves im wesentlichen im Einklang stehen, nur ganz kurz angeben.

Fig. 65 und 66a stellen eine Spermatide dar; wir können hier nahe an der Zellperipherie zwei Centrosomen wahrnehmen.

Diese Centrosomen entfernen sich voneinander, wobei das proximale dem Kern, das distale der Zellperipherie zustrebt (Fig. 66b). Gleichzeitig erscheint zwischen den beiden auseinanderrückenden Centrosomen ein dünnes protoplasmatisches Fädchen, welches die erste Anlage des Achsenfadens darstellt (Fig. 66b). Das distale Centrosom (Fig. 66b) nimmt das Aussehen eines Ringes an, und von ihm geht ein feiner protoplasmatischer Schwanzfaden aus, welcher sodann extracellulär liegt (Fig. 68). Die ganze Spermatide verlängert sich inzwischen beträchtlich, der Kern streckt sich ebenfalls recht stark aus und nimmt dabei eine randständige Stellung ein (Fig. 67). Bald darauf sieht man ihn bereits an einem Ende (Fig. 68, 69) der zum Samenfaden umgewandelten Spermatide. Während der Differenzierungsprozesse der Spermatide läßt sich in ihrem Protoplasma ein sogenannter Nebenkern (Fig. 66—68 *nk*) wahrnehmen, über dessen Genese und Bedeutung die Ansichten noch immer auseinandergehen. Der Kern der Spermatide wird zum Kopf des Spermatozoons, das Protoplasma dagegen zum Schwanz (Fig. 69 und 70).

b) Morphologie der Spermatozoen.

Nach dieser kurzen Betrachtung der genetischen Umwandlungsprozesse können wir die Morphologie des fertigen Spermatozoons skizzieren. Die allgemeine Gestalt der Spermatozoen bei verschiedenen Tiergruppen ist recht veränderlich. Ein Blick auf die in Fig. 71 reproduzierten Abbildungen zeigt uns die verschiedene äußere Gestaltung der Samenzellen. Der größte Teil der Tiere zeigt in den Spermatozoen die Flagellatenform von größerer oder geringerer Mannigfaltigkeit. In einem jeden solchen Spermatozoon, so verschieden gestaltet es auch sein mag, können einige elementare Bestandteile unterschieden werden, und zwar: der Kopf (Caput), der Hals (Collum) und der Schwanz (Cauda).

Am Kopfe muß ein Vorderstück (abgerundet — Galea, oder zugespitzt — Perforatorium) von einem Hinterstücke unterschieden werden. Das Vorderstück endet oft mit einem Widerhaken.

Der Hals enthält ein Centrosom der Samenzelle und außerdem ein Quantum von heller Zwischensubstanz. Der Hals verbindet den Kopf mit dem Schwanz des Spermatozoons. Der vordere Teil des Schwanzes wird als Verbindungsstück (pars conjunctivalis) bezeichnet, an das sich das Hauptstück (pars principalis) anschließt. In dem Hauptstück kann man den Achsenfaden und das ihn umgebende Protoplasma unterscheiden, welches gewöhnlich in Form einer Membran um den Achsenfaden gelagert ist. Dieser reicht noch weiter über das Hauptstück des Schwanzes hinaus, so daß er den dritten Teil des Schwanzes, nämlich das Endstück oder den

Terminalfaden bildet. Wir sehen also, daß wir am Schwanz ein Verbindungs-, ein Haupt- und ein Endstück unterscheiden können.

Spermatozoen, welche nicht fadenförmig aussehen, sondern eine andere Gestalt haben, werden selbstverständlich weitgehende Abweichungen von dem oben skizzierten Schema zeigen; allerdings lassen sich in jedem Spermatozoon der Kern und das Protoplasma als elementare Zellbestandteile nachweisen. Die celluläre Natur der Spermatozoen unterliegt demnach gar keinem Zweifel.

c) Die Form, in welcher die Spermatozoen entleert werden.

Spermatozoen werden bei manchen Formen als solche ohne irgendeine sie einschließende Flüssigkeit entleert. Besonders findet dies bei denjenigen Formen statt, bei welchen sich eine äußere Befruchtung

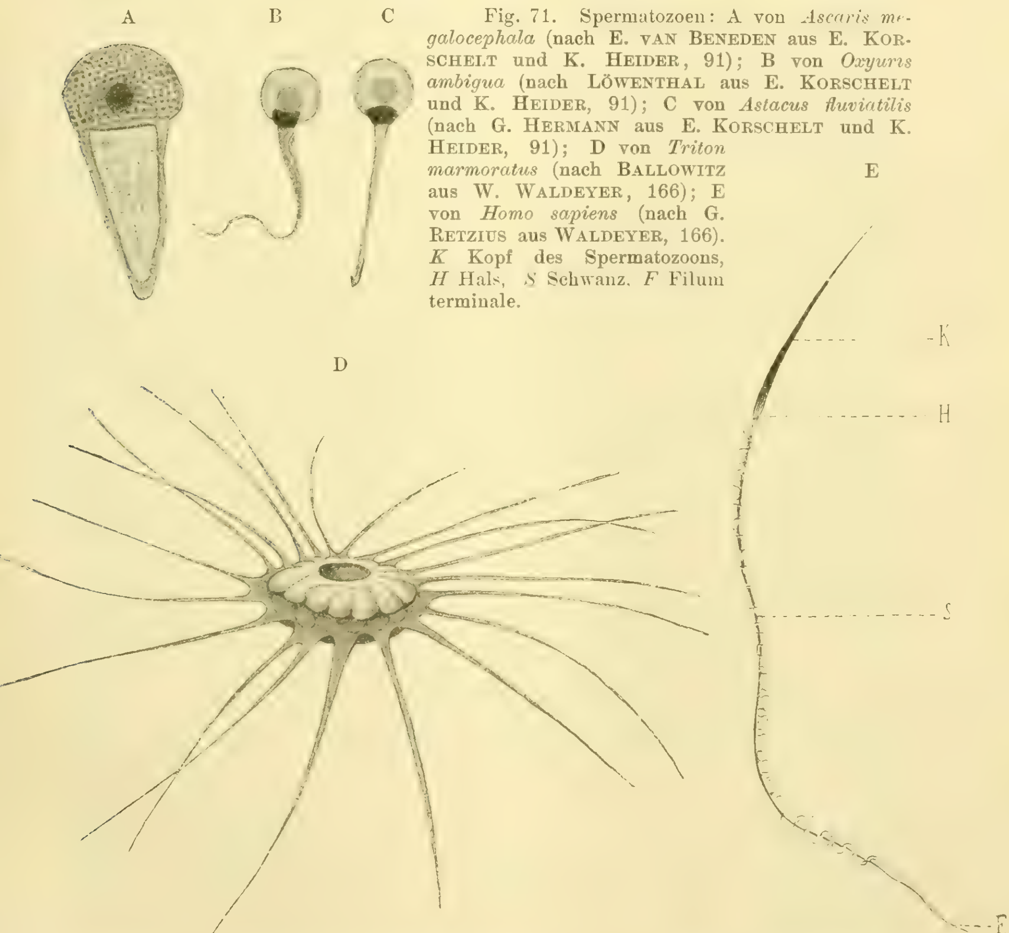


Fig. 71. Spermatozoen: A von *Ascaris megalocephala* (nach E. VAN BENEDEN aus E. KORSCHELT und K. HEIDER, 91); B von *Oxyuris ambigua* (nach LÖWENTHAL aus E. KORSCHELT und K. HEIDER, 91); C von *Astacus fluviatilis* (nach G. HERMANN aus E. KORSCHELT und K. HEIDER, 91); D von *Triton marmoratus* (nach BALLOWITZ aus W. WALDEYER, 166); E von *Homo sapiens* (nach G. RETZIUS aus WALDEYER, 166). *K* Kopf des Spermatozoons, *H* Hals, *S* Schwanz. *F* Filum terminale.

vollzieht. Bei den höheren Tierformen, bei welchen intravaginale Besamung stattfindet, werden die Spermatozoen zusammen mit der Flüssigkeit entleert, welche das Sekret der akzessorischen Drüsen des Geschlechtsapparates bildet, und diese Flüssigkeit zusammen mit den Spermatozoen wird als Sperma bezeichnet. In morphologischer Hin-

sicht ist besonders das Sperma des Menschen und der höheren Säugetiere genauer untersucht worden. Außer den Spermatozoen sind im Sperma abgeschuppte Zellen aus dem Ausführungsgang, Spermienkristalle, Amyloidkörperchen, Fett- und Pigmentkörperchen enthalten.

Bei vielen Invertebraten werden die Spermatozoen in den sogenannten Spermatophoren entleert. Unter Spermatophore versteht man die Spermatozoenkonglomerate resp. Spermatozoenpakete, welche in der Regel mit einer besonderen Kapsel umhüllt sind. Die Bedeutung, welche den Spermatophoren bei dem Zeugungsprozeß zukommt, werden wir im Kapitel über Begattung genauer kennen lernen.

2. Die physikalischen Eigenschaften und die chemische Zusammensetzung der Spermatozoen.

a) Physikalische Eigenschaften.

Nachdem wir in der obigen Skizze die Bildung und Morphologie der Spermatozoen kennen gelernt haben, wollen wir jetzt die physikalischen Eigenschaften und die chemische Zusammensetzung der Sexualelemente besprechen.

Den Ausgangspunkt für die Untersuchungen der physikalischen Eigenschaften der Spermatozoen bilden die Forschungsergebnisse aus dem Gebiete der Hämatologie.

Die Untersuchungen, welche über den Einfluß des veränderten osmotischen Druckes auf die Blutzellen angestellt wurden, besonders diejenigen von Hamburger (74), haben gezeigt, daß der Zelleib kernloser Blutzellen aus zwei Substanzen zusammengesetzt zu sein scheint. Die eine von ihnen bildet das Gerüst, die andere ist die intracelluläre Substanz; diese beiden Substanzen verhalten sich verschieden hinsichtlich ihrer Eigenschaft der Wasseranziehung. Nun hat sich Hamburger die Frage gestellt, ob sich denn in solchen Gebilden wie Spermatozoen, welche doch hauptsächlich aus Kernmasse bestehen, nicht etwa ebenfalls zwei in bezug auf Wasseranziehung differente Substanzen nachweisen lassen. Ist der Kopf des Spermatozoons nichts anderes als ein einfaches semipermeables Bläschen, so muß man erwarten, daß das Volumen seines Kopfes nach Versetzung in hyperisotonische Salzlösung in gewisser regelmäßiger Weise abnehmen wird. Würde z. B. der Spermatozoonkopf einem semipermeablen Bläschen mit 0,6-proz. Kochsalzlösung entsprechen, so müßte man erwarten, daß nach Versetzung in 0,9-proz. Kochsalzlösung das Bläschen so lange Wasser abgeben wird, bis sein Inhalt auch eine 0,9-proz. NaCl-Lösung geworden ist. Die Volumenabnahme sollte demnach in diesem Falle $\frac{0,9-0,6}{0,6}\,100 = 50$ Proz. betragen. Stellt sich dagegen die Volumenabnahme[1]) als geringer heraus, so muß man wieder daraus den Schluß ziehen, daß der Spermakopf kein einfaches semipermeables Bläschen darstellt, sondern daß in dieser Flüssigkeit auch eine andere Substanz noch verteilt ist, welche sich hinsichtlich der Wasseranziehung different verhält.

Hamburger hat das durch Zentrifugieren gewonnene Sediment der Spermatozoen der Frösche mit Kochsalzlösung von verschiedenem osmotischen Druck behandelt und die Volumenabnahme des Sedimentes

1) Vgl. in dieser Beziehung die Kritik von H. Koepe (86).

bestimmt. Es ergab sich aus diesen Versuchen, daß die Quellung resp. Schrumpfung der Spermatozoiden viel geringer ist, als sie sein sollte, wenn der Spermakopf nichts anderes wäre als nur ein mit gleichartiger Substanz gefülltes Bläschen. Man muß in Spermatozoenköpfen also ebenso wie bei den Blutkörperchen eine Gerüstsubstanz, welche hier ein sehr großes Volumen einnehmen muß, und eine intranukleäre Flüssigkeit annehmen.

b) Chemische Zusammensetzung.

Die Literatur über die Chemie der Spermatozoen ist bereits sehr umfangreich.

Ich kann hier wieder nur die elementarsten Punkte berühren und verweise bezüglich der näheren Details und der speziellen Literatur auf die in den „Ergebnissen der Physiologie" im Jahre 1904 und 1906 von Burian veröffentlichten Zusammenstellungen über die Chemie der Spermatozoen (Burian, 40 u. 41).

Die epochemachenden Untersuchungen von Miescher (122—124 u. a.) haben gezeigt, daß es möglich ist, die chemische Zusammensetzung der Köpfe und der Schwänze von Spermatozoen gesondert zu bestimmen.

Die Isolierung dieser zwei morphologischen Bestandteile der Spermatozoen hat Miescher nach zwei verschiedenen Methoden durchgeführt: Die erste von diesem Forscher angewandte Methode bestand in der Behandlung des Spermas mit Essigsäure oder $^1/_2$—1-proz. $CaCl_2$ oder $BaCl_2$-Lösung, welche Reagentien die plasmatischen Teile der Spermatozoen lösen, so daß das sich absetzende Sediment fast nur die Köpfe der Spermatozoen enthielt.

Die zweite Methode Mieschers bestand im Abzentrifugieren der Spermatozoen, während dessen das Wasser mehrmals gewechselt wurde. Das Wasser löste die Schwänze, und das Sediment bestand auch hier — wie die mikroskopische Kontrolle ergab — aus lauter Köpfchen der Samenzellen.

In späteren Untersuchungen wurden die beiden oben angeführten Methoden von den auf diesem Gebiete arbeitenden Autoren benützt.

Vor der weiteren Verarbeitung werden die isolierten Spermatozoenköpfe mit Alkohol digeriert oder gekocht und sodann mit Aether extrahiert. Im alkoholisch-ätherischen Auszug ist Fett, Lecithin und Cholesterin enthalten, und im Rückstand befindet sich die Hauptmasse der Kernbestandteile der Spermatozoen.

Bei der Besprechung der Bestandteile derjenigen Substanz, aus welcher die Samenköpfe zusammengesetzt sind, müssen die basischen Komponenten und die Nukleïnsäuren der Spermatozoenköpfe unterschieden werden.

Zu der Gruppe der basischen Bestandteile gehören die Protamine und Histone.

Die Protamine wurden von Miescher durch mehrmalige Extraktion der entfetteten Köpfe der Lachsspermatozoen mit verdünnter Salzsäure gewonnen — und ihre Natur und Eigenschaften später durch die Arbeiten von Kossel (92—94) und seinen Schülern genauer ererforscht. Durch diese Arbeiten erbrachte man den Nachweis, daß die in den Spermatozoenköpfen entdeckte Substanz eine hochmolekulare Base von eiweißartigem Charakter darstellt. Burian (40) gibt bei der Besprechung dieser Arbeiten an, daß die wichtigsten Tatsachen, welche den eiweißartigen Charakter dieses Stoffes beweisen,

darin bestehen, „daß das Lachsprotamin und seine von anderen Fischspermatozoen stammenden Verwandten ein hohes Molekulargewicht besitzen; daß sie gewisse Farben- und Fällungsreaktionen der Eiweißstoffe geben; daß sie endlich durch Säuren und durch Trypsin unter intermediärer Bildung peptonähnlicher Substanzen gespalten werden, wobei als Endprodukte Stoffe entstehen, die sich auch bei der Zersetzung echter Eiweißkörper in größerer oder kleinerer Menge bilden."

Näheres über die Darstellung, Eigenschaften, Zusammensetzung einzelner Protamine, wie auch über ihre Spaltungsprodukte, in denen Diaminosäuren überwiegen, obschon in neuerer Zeit auch Monaminosäuren festgestellt wurden, kann hier nicht angeführt werden; ich verweise in dieser Hinsicht auf die gründlichen und sehr übersichtlichen Sammelreferate von R. Burian (40).

Dank den weiteren Untersuchungen von Miescher und besonders denjenigen von Kossel und seinen Schülern wurde noch eine andere Substanz von basischen Eigenschaften in den Samenköpfchen der Fische und Echinodermen (Mathews, 117) ermittelt, und zwar ist dies ein histonartiger Körper.

Es erscheint nach diesen Untersuchungen naheliegend, daß bei vielen Wirbel- und wirbellosen Tieren an Stelle von Protaminen Histone vorkommen. Besonders sprechen die Untersuchungen von A. Mathews (97), welcher die chemische Zusammensetzung des *Arbacia*-Spermas untersuchte, überzeugend dafür, daß die Samenzellen dieses Tieres „kein Protamin oder einen ähnlichen stickstoffreichen Körper enthalten". Die bisherigen Forschungen haben bereits ergeben, daß die Histone bezüglich ihrer chemischen Zusammensetzung von den Protaminen weit entfernt sind und besonders bezüglich ihres Stickstoffgehaltes den Globulinen und Albuminen näher stehen.

Den Arbeiten von Miescher (122—124), Altmann (5), Schmiedeberg (143), Neumann (128), Kossel (92—95) u. a. verdanken wir eine genauere Kenntnis derjenigen Komponenten der Samenköpfe, welche die Eigenschaften der Säuren aufweisen. Den Ausgangspunkt für diese Untersuchungen bildete wiederum die Arbeit von Miescher, welcher im Rückstande der nach der Salzsäureextraktion entfetteten Spermatozoenköpfe des Lachses eine gewisse Menge Phosphorsäure gefunden hat. Durch spätere Untersuchungen wurde festgestellt, daß wir es hier mit der Nukleinsäure zu tun haben, und daß dieser Bestandteil in den Spermatozoen sämtlicher Tiere vorzukommen scheint. Unter Nukleinsäure versteht man bekanntlich eine Phosphorsäure, die zum Teil mit Basen, wie Hypoxanthin, Guanin, Adenin, Xanthin usw., kurz gesagt, mit Purinbasen gesättigt ist. Bezüglich der näheren Eigenschaften dieser Substanzen und der eingehenden Besprechung der Literatur verweise ich auf das „Lehrbuch der physiologischen Chemie" von E. Abderhalden und auf die oben zitierten Referate von R. Burian (40, 41).

Außer den im vorhergehenden näher besprochenen wesentlichen Bestandteilen der Spermatozoenköpfe, und zwar den Protaminen resp. Histonen und der Nukleinsäure, müssen in den Samenköpfen noch gewisse organische Verbindungen enthalten sein, die sich durch Gehalt an Eisen auszeichnen. Die bisherigen Untersuchungen haben noch nicht ermittelt, in welchen Substanzen eben das Eisen ent-

halten ist — wir wissen aber, daß es keine Spezialität der Spermatozoen ist, da Eisen sich auch in anderen Geweben des Organismus in den Bestandteilen der Kerne nachweisen läßt. Die eisenhaltige Substanz wurde von MIESCHER als Karyogen bezeichnet.

Die chemische Zusammensetzung der Schwänze der Spermatozoen wurde ebenfalls untersucht; besonders wichtig sind auf diesem Gebiete die Arbeiten von MIESCHER und MATHEWS. Es hat sich aus diesen Untersuchungen herausgestellt, daß das Protoplasma der Samenfäden im Gegensatz zu der Kernsubstanz an mit Aether-Alkohol extrahierbaren fettartigen Substanzen sehr reich ist. Die Analyse der in den Schwänzen enthaltenen Substanzen ergab nämlich: 42 Proz. Eiweiß und 58 Proz. ätherlösliche Stoffe. Das Eiweiß der Schwänze ist koagulierbar und besteht aus O 51,85, H 7,10, N 14,94, S 1,37 Proz. Die fettartigen Stoffe bestehen aus Lecithin, welches den weitaus größten Teil der Fette bildet, außerdem aus echtem Fett und Cholesterin.

Die Bildung der Spermatozoen wurde ebenfalls in chemischer Hinsicht untersucht. Es ist auffallend, daß bei manchen Tieren, wie Lachs, das Wachstum des Hodens, während dessen die Spermatogenese stattfindet, im Hungerzustande erfolgt. Daraus ergibt sich, daß die dem Organismus in der Nahrung zugeführten Nukleoproteide nicht direkt zur Anhäufung der Nukleoproteide der Genitalelemente verwendet werden. Genaue Untersuchungen haben erwiesen, daß auch bei denjenigen Tieren, welche sich während der Spermabildung reichlich füttern, das Nahrungsmaterial zur Bildung der Spermakomponente nicht direkt verbraucht wird. Im Darmsystem erfolgt nämlich eine weitgehende Spaltung der Nahrungsnukleine, und unter dem Einfluß eines endocellulären Fermentes, der Nuklease, wird später in den Geweben noch ein Produkt dieser Spaltung, nämlich die Nukleinsäure, in deren Komponenten weiter gespalten.

In Anbetracht der oben angeführten Tatsachen, wie auch anderer, welche aus der allgemeinen Physiologie hervorgehen, ist einleuchtend, daß bei der Neubildung gewisser Zellgruppen im Organismus diesem Prozeß eine Synthese aus den einfacheren Bestandteilen zugrunde liegen muß. R. BURIAN bespricht die diesbezüglichen Literaturangaben eingehend (vgl. 41, p. 818—831) und kommt zu der Schlußfolgerung: „daß die chemischen Prozesse bei der Entstehung der Spermakerne, soweit bisher bekannt, in keiner Beziehung prinzipielle Abweichungen vom Chemismus der Kernbildung in den somatischen Zellen zeigen: sowohl die vollständige Neubildung der Nukleinsäure und ihrer Bestandteile als auch das durch eigenartig verlaufende Abbauvorgänge bewirkte gelegentliche Auftreten besonders diaminosäurereicher Eiweißpaarlinge sind generelle Züge im Bilde der Zellkernsynthese“ (BURIAN, 41, p. 831).

Wir werden in einem weiteren Kapitel sehen, daß die Kenntnis der Spermatozoenchemie sowohl für die Theorie der Befruchtung wie auch der Vererbung nicht ohne Bedeutung ist.

3. Die physiologischen Eigenschaften der Spermatozoen.

Bekanntlich zeichnen sich die Samenfäden durch Bewegungsfähigkeit aus, was wieder die Möglichkeit bietet, ihre Reizbarkeit zu untersuchen. Die Aufgabe, welche die Spermatozoen in der Zeugungsphysiologie erfüllen, beruht auf der Befruchtungstätigkeit resp. auf Uebertragung der väterlichen Charaktere auf die Nachkommen-

schaft. Im Zusammenhang mit dieser Leistungsfähigkeit der Spermatozoen steht die weitere Frage nach der Resistenz derselben gegen die Einwirkung schädlicher Faktoren, welche diese Leistungsfähigkeit der Samenfäden beeinträchtigen können.

a) Die Bewegungen der Spermatozoen.

Die von den Spermatozoen ausgeführten Bewegungen wurden gleich bei der Entdeckung derselben beobachtet, und in späteren Forschungen wurde die Art dieser Bewegung, ihre Geschwindigkeit, der Einfluß des umgebenden Mediums und ihr Mechanismus untersucht. Die Untersuchung der Bewegungen bei Spermatozoen gewisser Tierformen (Myriopoden, Decapoden, Nematoden) ergab, daß sie sich durch Einziehen und Ausstrecken der plasmatischen Ausläufer fortbewegen, d. h. man konstatierte hier amöboide Bewegung (O. Zacharias). Doch scheinen diese Bewegungen keine besondere Leistungsfähigkeit in der Lokomotion der Spermatozoen zu erzielen. Dagegen hat die übliche Bewegungsform der flagellatenartigen Spermatozoen bedeutend mehr Aehnlichkeit mit der Flimmerbewegung. Es wurde hier mehrfach die Frage erörtert, ob die Geißel sich in einer Ebene bewegt, oder ob sie eine spiralige Bewegung ausführt. v. Brunn hat bei seinen Untersuchungen Bewegung der Samenschwänze nur in einer Ebene beobachtet, so daß die Bahn einer solchen Bewegung wellenförmig ist. Aus neueren Untersuchungen von Adolphi (2—4) geht hervor, daß die Spermatozoen der höheren Tiere sich entweder geradlinig oder spiralförmig bewegen. Adolphi hat die Bewegungen der Samenfäden der Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere untersucht und sich überzeugt, daß sie bei manchen Tiergruppen geradlinig schwimmen, also daß sich die Schwänze offenbar wellenartig bewegen müssen, daß dagegen die Spermatozoen anderer Tiere Spiraltouren beschreiben und in diesen Bogenlinien vorwärtsschwimmen können. Fig. 72 stellt eine solche von den Maränespermatozoen beschriebene Bahn dar.

Aus dem Vergleich der Figg. 72 und 73 ist auch der Einfluß der Strömung auf die Bewegungsbahn zu ersehen.

Die Geschwindigkeit der Spermatozoenbewegung hängt von der untersuchten Tierart ab. Heider und Korschelt geben an, daß bei Myriopoden und manchen Decapoden die Bewegungsfähigkeit bei den Spermatozoen gänzlich zu fehlen oder stark herabgemindert zu sein scheint, so daß die Samenfäden auf passive Weise ihr Ziel erreichen. Bei höheren Tieren ist die Geschwindigkeit der Spermatozoenbewegung oft sehr beträchtlich. Neuere Angaben bezüglich der Wirbeltiere liegen von Adolphi vor, der die Rheotaxis der Spermatozoen untersuchte. Ich führe hier beispielsweise einige Ziffern nach diesem Autor an: so beträgt bei Fischen, und zwar bei der Maräne (*Coregonus maraena*) die Geschwindigkeit 180 μ, beim Hecht (*Esox lucius*) bis 100 μ in der Sekunde, bei Amphibien wurde bei *Rana temporaria* eine Geschwindigkeit von 33 μ in der Sekunde, bei Reptilien, und zwar bei der Kreuzotter (*Pelias berus*), 60 μ, bei Vögeln: beim *Gallus domesticus* 17 μ, bei der Taube (*Columbia livia*) 20 μ; bei den Säugern: bei der Maus (*Mus musculus*) ca. 50 μ, beim Meerschweinchen (*Cavia cobaia*) 60 μ festgestellt. Aus älteren Angaben von Henle geht hervor, daß die menschlichen Spermatozoen eine 60 μ lange Bahn in einer Sekunde

zurücklegen. Zu diesen Ziffern muß ich jedoch bemerken, daß die Beobachtungen lange nicht unter denjenigen äußeren Bedingungen unternommen wurden, in denen sich die Spermatozoen vor dem Befruchtungsakt bewegen: es findet ja bei einem beträchtlichen Teil der untersuchten Tiere innere Befruchtung statt; in diesem Fall bewegen sich die Spermatozoen im weiblichen Geschlechtsweg, und da weichen dort sowohl die Temperatur, wie auch andere äußere Bedingungen recht stark von denjenigen ab, unter welchen das Präparat im Laboratorium untersucht wird, besonders wenn die Studien hauptsächlich andere Zwecke verfolgen [1]).

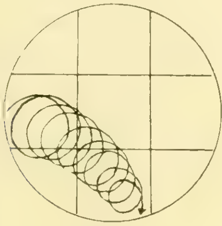


Fig. 72.

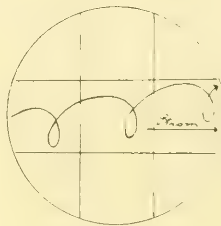


Fig. 73.

Fig. 72. Bahn eines Spermatozoons von *Coregonus maraena* in stromloser Flüssigkeit. Nach ADOLPHI (3).

Fig. 73. Bahn eines Spermatozoons in strömender Flüssigkeit. Nach ADOLPHI (3).

Bevor wir näher den Einfluß der äußeren Faktoren auf die Bewegung der Spermatozoen besprechen, mögen noch einige Bemerkungen über den Mechanismus der Samenfädenbewegung vorausgeschickt werden. In dieser Hinsicht ist man bisher noch nicht ganz im klaren. Der größte Teil der Autoren vertritt die Ansicht, daß die Spermatozoenbewegung mit der Flimmerbewegung analog ist. Man muß jedoch dazu mit GURWITSCH (70) bemerken, daß das Organ der Flimmerbewegung, nämlich die Cilie, „als tatsächlich scharf charakterisierte morphologische Einheit auftritt", sodaß sich diese Bewegungen nicht weiter zerlegen lassen. Sollte man den Achsenfaden als den aktiven Motor in der Spermatozoenbewegung betrachten, so würde der Achsenfaden der Cilie entsprechen. Nun hat aber E. BALLOWITZ (6—9) in einer Reihe von Arbeiten nachgewiesen, daß eben dem Achsenfaden eine fibrilläre Struktur zukommt, daß er sich durch Mazeration in elementare Fibrillen zerlegen läßt, was also im Gegensatz zu der Cilienstruktur steht. Mit Recht bemerkt also GURWITSCH (70, p. 58 Anm.): „es scheint uns jedoch bis jetzt durchaus nicht klargelegt zu sein, in welcher Weise der Vergleich des Achsenfadens des Schwanzes des Spermiums mit einer Cilie durchgeführt werden kann, wenn auch eine sehr weitgehende Analogie beider Gebilde nicht angezweifelt werden darf" [2]).

Endlich soll noch erwähnt werden, daß manche Autoren (WALDEYER, BENDA) es als wahrscheinlich betrachten, daß bei den Spermien nicht

1) In den Versuchen von ADOLPHI handelte es sich hauptächlich um Rheotaxisuntersuchungen.

2) Bezüglich der weiteren Analyse der Flimmerbewegung überhaupt verweise ich auf das Sammelreferat von A. PÜTTER (136) und auf die ausgezeichnete Darstellung dieses Problems in dem schönen Buche von GURWITSCH (70, p. 57—82), sowie auf die Arbeit von KRAFT (96a), ERHARD (38).

nur ein aktiver, sondern auch ein passiver Motor vorhanden ist, welcher „wie eine Treibstange für den Kopf und das Perforatorium wirkt".

E. BALLOWITZ, welcher die fibrilläre Struktur des Achsenfadens bei sehr vielen Tiergruppen nachgewiesen hat, vertritt die Meinung, daß die Plasmahülle, welche ungemein variabel ist, besonders was ihre Masse, Gestalt und Struktur anbelangt, nicht das Kontraktilitätsorgan bilden kann. Dagegen kann der Achsenfaden, welcher den konstanten Bestandteil der Spermatozoen bildet und welchem die fibrilläre Struktur zukommt, als Träger der Kontraktilität betrachtet werden.

Mit Recht bemerkt dagegen PÜTTER (136), daß es ein Vorurteil ist, die fibrilläre Struktur für ein sicheres Kennzeichen der Kontraktilität anzusehen, und glaubt deshalb, daß diese fibrilläre Struktur des Achsenfadens nie und nimmer als Argument für die aktive Rolle des Achsenfadens verwendet werden darf. Im Gegensatz zu BALLOWITZ glaubt er jedoch, daß die Spermatozoenbewegungen ungemein variabel nach Intensität und Form sind, „wir können also eher annehmen, daß sie durch den Anteil des Schwanzes bewirkt werden, der dieselben Eigenschaften zeigt, so daß in der Anordnung der plasmatischen, als kontraktil anzusehenden Hüllsubstanz direkt eine funktionelle Anpassung im Sinne ROUX zu sehen wäre . . ." A. PÜTTER ist also der Meinung, daß die Konstanz und Einförmigkeit des Achsenfadens viel besser der Funktion einer passiven Stütze entspricht als der eines Organs, das hoch komplizierte Bewegungen hervorbringen soll. Auch nach BENDA ist der Achsenfaden als passives, der Spiralfaden dagegen als aktives Organ bei der Bewegung der Spermatozoen aufzufassen. Die von ihm in den Spermatozoenschwänzen, und zwar im Spiralfaden, beschriebenen Gebilde, die sogenannten Mitochondria, kommen nämlich auch in der kontraktilen Muskelsubstanz vor, was auch als ein Argument für die Aktivität dieses Fadens gelten kann. Weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete wären sehr wünschenswert.

Die äußeren Faktoren können auf die Bewegung der Spermatozoen in sehr ausgiebiger Weise einwirken. Von der Umgebung, in welcher sich die Samenfäden befinden, ist in gewissen Fällen das Auftreten der Bewegungsfähigkeit abhängig. So hat CANO bei den Decapoden (Dromidengruppe) beobachtet, daß die sonst unbeweglichen Spermatozoen erst, nachdem sie auf passive Weise in die weiblichen Geschlechtswege hineingebracht worden waren, sich hier lebhaft zu bewegen begannen.

In anderen Fällen wird die Beweglichkeit der Spermatozoen durch entsprechende Temperatur begünstigt, dagegen in niedrigerer Temperatur herabgesetzt und die Bewegung nach kurzer Zeit sistiert. In leicht alkalisch reagierenden Flüssigkeiten sollen sich die Spermatozoen besser bewegen. Nach den Untersuchungen von ENGELMANN (57) wird die Flimmerbewegung durch Dämpfe narkotischer Mittel zum Stillstand gebracht. Durch Chloroformätherdämpfe und durch Chloralhydrat (O. und R. HERTWIG, 78) können die Bewegungen der Spermatozoen z. B. zum Stillstand gebracht werden.

Außer der chemischen Natur der Lösungen, welche die physiologischen Eigenschaften der Samenfäden beeinflussen, kommt hier auch noch ihre Konzentration, resp. ihr osmotischer Druck in Betracht. Das war bereits aus älteren Angaben von MOLESCHOTT

und Ricchetti (125), sowie aus den Untersuchungen von Kölliker bekannt, da diese Autoren festgestellt haben, daß der Einfluß verschiedener Salzlösungen auf die Bewegungen der Spermatozoen in hohem Grade von der Konzentration der Lösungen abhängig ist.

Später hat Galeotti Experimente angestellt, um die Grenzen des maximalen osmotischen Druckes zu bestimmen, welchen die Spermatozoen verschiedener Tiergruppen vertragen. Diese Versuche ergaben, daß diese Grenze für verschiedene Tierarten verschieden ist, daß sie sich demnach als eine spezifische biologische Eigenschaft erweist, welche von der Species abhängt. Es hat sich weiter herausgestellt, daß die Samenfäden derjenigen Tiere, bei denen eine innere Begattung stattfindet, bedeutend weniger widerstandsfähig gegen den veränderten osmotischen Druck sind, als die Spermatozoen von Tieren mit äußerer Befruchtung. Nach Galeotti wäre also anzunehmen, daß die größere Widerstandsfähigkeit des Spermatozoonplasmas gegen Veränderungen des osmotischen Druckes durch Anpassung erworben wurde, in ähnlicher Weise, wie die Anpassung der lebenden Materie an die höhere oder niedrigere Temperatur stattgefunden haben muß.

Aeußere Faktoren können also, wie wir gesehen haben, die Bewegungsfähigkeit der Spermatozoen beeinflussen, außerdem aber können sie auch auf die Richtung der Spermatozoenbewegung bestimmend wirken. Ein Teil dieser Eigenschaften hat auch für den Befruchtungsprozeß, wie wir weiter unten sehen werden, große Bedeutung.

b) Bewegungsrichtende Wirkungen bei Spermatozoen.

α) Rheotaxis gehört bekanntlich zu denjenigen Eigentümlichkeiten der lebendigen Materie, die sich durch Bewegungsreaktion auf einseitige Aenderung der Druckwirkung äußert. Diese einseitige Druckwirkung wird hier durch den sanften Strom der sich bewegenden Umgebungsflüssigkeit ausgeübt. Rheotaxis, welche schon früher an Myxomyceten und an Infusorien beobachtet wurde, ist später auch bei Spermatozoenbewegungen beschrieben worden. An Spermatozoen wurde diese Erscheinung von Roth (141), Hansen (75 a), Lott (114 a), Winterstein [1]) und besonders von Adolphi (2—4) an umfangreichem Material durchgeführt. Aus allen diesen Versuchen geht hervor, daß die Spermatozoen, welche sich in bewegender Flüssigkeit finden, sich in derselben gegen den Strom bewegen, vorausgesetzt, daß dieser nicht zu stark ist. Nach den Beobachtungen Adolphis bewegen sich die Spermatozoen der Taube in ruhiger Flüssigkeit nach allen möglichen Richtungen lebhaft, die Bewegung hat jedoch „den Charakter der Unentschlossenheit; sie schwingen sehr lebhaft hin und her, kommen aber nur wenig von der Stelle und ändern die Richtung, in der sie schwimmen, beständig“. Wird eine schwache Strömung in der Flüssigkeit durch einen aus Fließpapier zurechtgeschnittenen Sauger, der am Rande des Präparates wirkt, hervorgebracht, so ändert sich das Verhalten der Spermatozoen mit einem Schlage: die allermeisten schwimmen jetzt gegen den Strom, wobei sie oft eine ganz beträchtliche Geschwindigkeit entfalten. Diese Wirkung des Stromes

1) Die Angabe über die nicht publizierten Untersuchungen von Winterstein findet sich in Verworns Allgem. Physiologie (165 a), p. 525.

auf die Richtung der Spermatozoenbewegung läßt sich jedoch nur bei denjenigen Tieren beobachten, bei denen sich die Spermatozoen geradlinig bewegen. Auf Spermatozoen, welche beim Schwimmen Spiralen beschreiben, kann man diesen bestimmenden Einfluß des Stromes nicht konstatieren. Solche Spermatozoen beschreiben meist weite Bogenlinien, gerade so häufig mit dem Strome, wie gegen den Strom, nur die Bahn des Spermatozoons ist natürlich eine Resultante von Strom und Eigenbewegung, was aus dem Vergleich der Fig. 72 mit Fig. 73 deutlich hervorgeht.

Die Tatsache, daß eine schwache Bewegung des umgebenden Mediums auf die Spermatozoen gewisser Tierformen einen bewegungsrichtenden Einfluß ausübt, ist bei denjenigen Formen, die sich durch innere Befruchtung auszeichnen, nicht ohne Bedeutung. Bekanntlich sind der Uterus und die Eileiter mit Flimmerepithel bedeckt und durch die Cilien dieses Epithels wird die Bewegung der die Schleimhaut bedeckenden Flüssigkeit veranlaßt. Da die Richtung dieses Stromes nach außen geht, kann dieser schwache Strom von richtendem Einfluß auf die Spermatozoen sein, die sich infolgedessen gegen die Eierstöcke bewegt. In dieser Beziehung liegen auch direkte Beobachtungen von Kraft (96a) vor. Dieser sah die Spermatozoen eines 24 Stunden zuvor getöteten Kaninchens bei 30^0 nur schwache Bewegungen ausführen. Dieselben Spermatozoen zeigten auf ein Stückchen der Tube einer Kuh gebracht eine überraschende Lebendigkeit, offenbar unter dem Einfluß der Flimmerbewegung. Vielen von diesen Samenfäden gelang es „sich stromaufwärts zu schaffen, wobei sie sich meist ziemlich knapp an den flimmernden Saum hielten“. Es ist ohne weiteres klar, daß diese Eigenschaft der Samenfäden bei dem Typus der äußeren Befruchtung für diesen Prozeß bedeutungslos ist.

β) Thigmotaxis, das ist die Bewegungsreaktion, die sich bei dem Kontakt der lebendigen Substanz mit festen Körpern äußert, wurde von Dewitz (51) bei den Samenfäden der Küchenschabe *Periplaneta orientalis* beobachtet. Die Spermatozoen dieser Blattide, welche unter dem Deckglas am Objektträger in physiologischer Kochsalzlösung beobachtet werden, sammeln sich an der unteren und oberen Seite des Präparates, bleiben also stets im Kontakt mit dem festen Körper (Glas), während die übrige Flüssigkeit von Spermatozoen vollständig frei bleibt. Massart (116) hat beim Frosch das Haftenbleiben der Samenfäden an allen festen Körpern festgestellt. Er hat seine Beobachtungen an Spermatozoen im hängenden Tropfen ausgeführt. Es ist beachtenswert, daß die toten Spermatozoen sich in dieser Hinsicht anders verhalten, sie bleiben nämlich in der Mitte des Tropfens stehen, halten sich also von allen festeren Körpern fern. Massart (116) schließt daraus, daß kompakte Substanzen auf lebende Spermatozoen anlockend wirken.

Auch Dungern (54) hat an den Spermatozoen der Echiniden und Asteriden festgestellt, daß sie im Kontakt mit festen Körpern ein eigentümliches Verhalten zeigen. Er hat die Spermatozoen dieser Tiere in dem Momente beobachtet, wenn sie die Gelatinekügelchen berühren. „Die Spermatozoen sammeln sich nach kurzer Zeit auf der die Flüssigkeit begrenzenden Oberfläche ebener oder kugelförmiger Körper an und beschreiben hier fortgesetzt kleine Kreise. Die

Drehungsrichtung kann dabei bei sämtlichen die gleiche sein, sie erfolgt bei den Samenfäden von *Arbacia pustulosa* und *Echinus microtuberculatus* ebenso wie bei denen der großen Küchenschabe immer umgekehrt wie der Uhrzeiger, wenn man von der Flüssigkeit aus auf die Grenzfläche blickt.“

Die Erscheinungen der Thigmotaxis habe ich selbst mehrmals bei den Echinodermenspermatozoen beobachtet, wenn man dieselben in Kontakt mit den Eiern fremder Tierklassen bringt. Man sieht dann, wie sich die Samenfäden um diese Eier ansammeln, und bei Berührung der Eioberfläche regelmäßige Bewegungen ausführen. Auch die Versuche von Buller (38), auf die ich später noch eingehen werde, scheinen das Vorhandensein von Thigmotaxis bei Echinodermen zu bestätigen.

γ) Chemotaxis, das ist die bewegungsrichtende Wirkung von verschiedenen chemischen Stoffen auf die lebende Materie, wurde schon mehrfach an pflanzlichen und tierischen Spermatozoen genau untersucht.

Den Ausgangspunkt für die Forschungen auf diesem Gebiete bilden die klassischen Experimente des Botanikers Pfeffer (132), welcher seine Versuche an Farnen angestellt hat. Er beobachtete, daß die Spermatozoiden der Farne im Wasser geradlinige Bewegungen ausführen; befindet sich jedoch das Archegonium in der Nähe, so machen sie eine plötzliche Drehung gegen dessen Eingang, dringen in seinen Hals ein, wonach die Kopulation mit dem Eikern erfolgt. Diese Beobachtung legt die Vermutung nahe, daß von den Archegonienzellen gewisse Substanzen produziert werden, welche auf die Spermatozoen anlockend wirken. Um die Richtigkeit dieser Hypothese festzustellen, hat Pfeffer (132) verschiedene Substanzen in bezug auf ihre bewegungsrichtende Wirkung geprüft. Positive Resultate hat er bei den Farnspermatozoen mit Apfelsäure erhalten. Die Experimente wurden folgendermaßen angestellt. An einer Seite zugeschmolzene mit Apfelsäurelösung gefüllte Glaskapillaren wurden ins Wasser gelegt, in welches der Forscher Farnspermatozoiden eingebracht hatte. Betrug die Konzentration der Apfelsäure 0,01—0,5 Proz., so konnte Pfeffer feststellen, daß die Spermatozoen in die Glaskapillaren eindrangen, so daß sich in kurzer Zeit eine ansehnliche Anzahl derselben in den Kapillaren ansammelte. Daraus kann man den Schluß ziehen, daß die Apfelsäure in bestimmter Konzentration eine anlockende also positiv-chemotaktische Wirkung auf die Spermatozoen ausübt. Es könnte gegen diese Versuche der Einwand erhoben werden, daß hier nicht die chemische Substanz als solche einwirkt, sondern daß der bewegungsrichtende Reiz auf die Diffusion der Apfelsäure aus den Kapillaren zurückzuführen ist. Wenn man jedoch beachtet, daß die Spermatozoen sich durch Anwendung anderer chemischer Substanzen in ihren Bewegungen nicht beeinflussen ließen, so kann dieser eventuelle Einwand als vollkommen widerlegt gelten. Solche Versuche mit negativem Erfolg wurden von Pfeffer mit Ammoniumnitrat, Calciumchlorid, verschiedenen Zuckerarten, Asparagin usw. gemacht.

Aehnliche Erscheinungen wie mit der Apfelsäure können auch mit solchen Verbindungen erreicht werden, in denen eine solche Sub-

stanz als Ion enthalten ist, während z. B. der Diäthylester der Apfelsäure, in dem diese nicht als Ion vorhanden ist, keine chemotaktische Wirkung auf die Spermatozoen ausübt. Eine stärkere Konzentration der Acidität (auch bei Anwendung von Apfelsäure) und eine stärkere Alkalinität der Substanzen, hat nur eine Repulsion der Spermatozoen zur Folge. Es ist jedoch schon aus diesen klassischen Versuchsresultaten zu erschließen, daß die Samenfäden nicht mit einem Reaktionsvermögen ausgestattet sind, das ihnen ermöglicht, alle schädlichen Medien zu vermeiden. Pfeffer (132) hat sich z. B. überzeugt, daß, wenn neben der positiv chemotaktischen Apfelsäure sich in der Kapillare noch Sublimat befindet, die Spermatozoen trotzdem in die Kapillaren eindringen, wo sie selbstverständlich absterben.

Für die Spermatozoen anderer Arten haben sich auch andere Substanzen (so z. B. für Laubmoose Rohrzucker), als chemotaktisch wirksames Reizmittel erwiesen. Die chemotaktischen Eigenschaften der Spermatozoen bei den Pflanzen wurden später von anderen Autoren bestätigt und erweitert. So hat Buller (37) an Spermatozoiden einer Farnpflanze, *Gymnogramme Martensii*, positive Chemotaxis gegen verschiedene K- und Rb-Salze konstatiert und hat diese Reizwirkung den Metallionen K und Rb zugeschrieben. Shibata (147) stellte Versuche an *Isoetes*-Spermatozoen, sodann an *Salvinia* und *Equisetum* an, Bruchmann (36) untersuchte die Chemotaxis bei *Lycopodium*-Samenfäden und Lindforss (101) ebenfalls bei *Equisetum*.

Die wichtigsten Resultate, welche in der Tat unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete bedeutend vertiefen, sind die der neuesten Arbeit von Shibata (150), welcher an Spermatozoiden von *Equisetum*, *Isoetes*, *Salvinia*, *Osmunda* und *Gymnogramme* mit verschiedenen chemischen Substanzen Versuche ausgeführt hat. Shibata prüfte hier zuerst in seinen gründlichen Untersuchungen die bewegungsrichtende Wirkung vieler organischer Säuren (wie Oxalsäure, Malonsäure, Bernsteinsäure, Apfelsäure, Weinsäure, Traubensäure u. a.), sodann die der Metallionen, der H- und OH-Ionen und studierte ferner auch die Reizwirkung der Alkaloide und anderer organischer Basen. Bei diesen Forschungen handelte es sich um Ermittlung, welche chemischen Gruppen der untersuchten Substanzen hier wirksam sind und ob wir es hier mit einer oder mehreren Arten der Sensibilität zu tun haben. Bei dieser Untersuchung stützte sich Shibata auf die Feststellung der Relation zwischen Reiz- und Reaktionsgröße. Schon Pfeffer (132) hatte festgestellt, daß sich bei Chemotaxis von Farnsamenfäden und Bakterien ein dem Weberschen Gesetz analoges Verhältnis zwischen Reiz- und Reaktionsgröße konstatieren läßt. Dieses Weber-Fechnersche Gesetz: „Bei Zunahme des Reizes in geometrischer Progression wächst die Reaktion in arithmetischer Progression und dementsprechend ist die Reaktion proportional dem Logarithmus des Reizes“ — findet hier vollständige Anwendung. Nachdem Shibata (150) in mehreren Versuchen diese Pfeffersche Entdeckung bestätigt hatte, konnte er auf Grund dieses Gesetzes tiefer in das Wesen der ganzen Reizerscheinung eindringen. Bei weiterer Fragestellung nämlich stützte er sich auf die von Rothert (142) festgestellte Tatsache, daß manche lebende Körper (in der Rothertschen Arbeit *Amylobacter*) sich nicht durch eine einzige Reizbarkeit auszeichnen, sondern daß die Reizbarkeitserscheinungen auf zwei verschiedene gesonderte Sensi-

bilitäten zurückgeführt werden müssen. Davon hatte sich ROTHERT überzeugt, indem er bei seinem Untersuchungsobjekt feststellte, daß die zwei chemotaktisch wirksamen Körper, Aether und Fleischextrakt, keine gegenseitige Abstumpfung der Reizbarkeit bewirken. Diese Untersuchungsmethode wandte SHIBATA auf Spermatozoen an und da die Anwendung des WEBERschen Gesetzes auch die Entscheidung über eventuelle Abstumpfung zuließ, so konnte er auf Grund dieser Versuche auch die Frage nach der Anzahl der Sensibilitäten der Spermatozoen ermitteln. Aus diesen sehr geistreich angestellten Versuchen geht nun hervor, „daß man bei den Pteridophytensamenfäden drei Kategorien von chemotaktischen Sensibilitäten unterscheiden muß, und zwar:

1) die Sensibilitäten für die Anionen der Apfelsäure und der verwandten chemotaktisch wirksamen Dikarbonsäuren;

2) diejenigen für OH-Ionen (nur *Isoetes*);

3) diejenige für die Kationen (Metall- und H-Ionen) und Alkaloide. Diese Sensibilitätenkategorien sind voneinander gänzlich unabhängig, obschon sie mehr oder minder gemeinsame Züge aufweisen."

So wichtig auch die hier beschriebenen Versuche für die Physiologie der pflanzlichen Spermatozoen sind, so ist in den bisherigen diesbezüglichen Experimenten noch kein direkter Beweis erbracht worden, daß diese physiologische Eigentümlichkeit der Samenfäden bei dem Zeugungsprozeß verwertet wird. Es ist ja sehr verlockend anzunehmen, daß die Tatsache der Chemotaxis der Spermatozoen eine große Bedeutung bei der Befruchtung habe. Das Herankommen der Spermatozoen zu den Eiern könnte eben darauf zurückgeführt werden. Es ist hier jedoch zu beachten, daß die definitive Entscheidung dieses Problems erst dann möglich erscheint, wenn die chemotaktisch auf die Spermatozoen wirkenden Substanzen in den Eiern nachgewiesen worden sind, oder wenn man festgestellt hat, daß die Eier solche Substanzen auszuscheiden vermögen.

Bisher war nur von Chemotaxis bei pflanzlichen Spermatozoen die Rede. So gründlich und streng analytisch durchgeführte Versuche liegen bisher bei tierischen Objekten nicht vor. Sie wären sehr wünschenswert. Was auf diesem Gebiet bisher geleistet wurde, hat man mehr vom Standpunkte der Physiologie der Zeugung als von dem der Physiologie der Reizbarkeit der Spermatozoen unternommen. J. MASSART untersuchte das Verhalten der Samenfäden des Frosches hinsichtlich ihrer Beeinflussung durch das Ei derselben Species. Er bediente sich dabei der Methode PFEFFERS und brachte in die Kapillaren eine aus zerquetschten Froscheiern bereitete Substanz. Nie wurde jedoch dabei ein Eindringen der Spermatozoen in die Röhrchen beobachtet. Auch verschiedene von ihm auf die chemotaktische Wirkung hin geprüfte Substanzen ergaben ebenfalls negative Resultate. MASSART glaubt aus seinen Versuchen schließen zu können, daß die Eier der Frösche keine Substanzen ausscheiden, welche auf die Spermatozoen exzitierend wirken können.

Ich glaube nicht, daß man auf Grund der Versuche von MASSART (116) die Ausscheidung der chemotaktisch wirksamen Substanzen durch das Ei in der Tat ausschließen müßte. Bei der Zerquetschung wurde natürlich die Organisation der Eier vollkommen zerstört und es ist nicht ausgeschlossen, daß die Produktion der chemotaktisch auf die

Spermatozoen wirkenden Substanz mit der ungestörten Organisation der Eier zusammenhängt.

Sehr wichtig auf diesem Gebiete sind ferner die von R. Buller (38) erhaltenen Resultate, welcher seine Versuche an Echinodermen anstellte, und zwar bei allen Klassen dieser Art (*Echinoidea, Asteroidea, Ophiuroidea, Holothuroidea, Crinoidea*). Er ging dabei von der Voraussetzung aus, daß, wenn die Eier gewisse chemotaktisch wirkende Substanzen produzieren, diese sich in dem die Eier umgebenden Wasser sammeln müssen, da sonst ihre Wirkung auf gewisse Entfernung hin undenkbar wäre. Er beließ also die Eier von *Arbacia*, *Sphaerechinus* und *Echinus* in einer kleinen Seewassermenge 2—12, meist aber 6 Stunden lang, filtrierte es sodann und füllte damit die Kapillaren. Diese Glasröhrchen wurden nachher in kleine, Seewasser enthaltende Schalen gebracht, in welche Spermatozoen gebracht wurden. Es zeigte sich, daß das in den Kapillaren enthaltene Wasser keinerlei Einfluß auf die Bewegungsrichtung der Spermatozoen ausübte. Auch die mit verschiedenen anderen Substanzen, wie Asparagin, Glyzerin, Zucker, Kaliumnitrat, Alkohol, Diastasen, Peptonen usw. angestellten Experimente ergaben ganz negative Resultate.

Buller (38) machte auch die Beobachtung, die ich aus eigener Erfahrung bestätigen kann, daß sich Spermatozoen der Echiniden oft massenhaft um unreife, also bei Echiniden nicht befruchtungsfähige Eier (resp. um die Ovocyten) ansammeln. Er fand auch, daß die mit Osmium abgetöteten Eier ebenfalls von Samenfäden angegriffen werden.

Die Spermatozoen der Echiniden schwimmen nach der Angabe Bullers, wenn sie mit keinem festen Gegenstand in Kontakt geraten, in Spiralen. Gelangen sie jedoch z. B. auf eine Glasoberfläche, so verändern sie sofort ihre Bewegungsart; sie bleiben mit den Köpfchen an dem Glas haften und führen mit den Schwänzen zirkuläre Bewegungen aus. Ein solches Spermatozoon, welches einmal z. B. ein mikroskopisches Deckgläschen berührt hat, ist nicht imstande, es wieder zu verlassen und bewegt sich nur längs seiner Oberfläche. Wenn ein Spermatozoon die das Ei umgebende gallertige Hülle berührt, so gibt es die spiralige Bewegung auf, bewegt sich nun in fast genau gerader Richtung fort (take an almost perfectly radial course) und in den meisten Fällen werden dadurch die Spermatozoen in Berührung mit der Eiperipherie gebracht. Dringen jedoch die Samenfäden in tangentialer Richtung in die Gallerte ein, so kommt es vor, daß sie auf der anderen Seite der Gallerte aus ihr wieder heraustreten, was als Beweis dafür gelten kann, daß das Ei nicht einmal die in seiner Gallerte sich befindenden Spermatozoen anzulocken vermag. Die Erscheinung des Durchdringens der Spermatozoen durch die Gallerte ließe sich nach Buller vielleicht mit der S t e r e o t a x i s in Zusammenhang bringen,

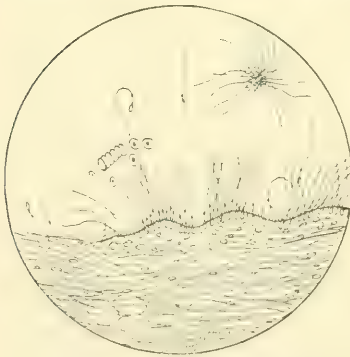


Fig. 74. Die Spermatozoen des Hundes chemotaktisch durch die Tubar- und Uterusschleimhaut gereizt. Nach O. Löw (110a).

jedoch ist nach diesem Autor eine vollkommen mechanische Erklärung dieser Prozesse nicht möglich.

Die chemotaktischen Eigenschaften wurden sodann bei höheren Tieren untersucht, ohne daß jedoch die chemotaktisch wirkenden Substanzen näher bestimmt wären. Derartige Experimente wurden von O. Löw (110a) ausgeführt. Er prüfte die chemotaktische Wirkung der Schleimhäute aus verschiedenen Teilen der ableitenden Geschlechtswege auf die Spermatozoen derselben Tierart (Ratte, Kaninchen). Das Experiment wurde derart angestellt, daß gleichzeitig mehrere Gewebe des Geschlechtsapparates auf die Spermatozoen einwirken konnten; man war dadurch imstande, auch die relative, chemotaktische Wirksamkeit verschiedener Organe zu beurteilen. Die Spermatozoen wurden in physiologischer Kochsalzlösung und bei 37° untersucht und man fand, daß die chemotaktische Wirkung verschiedener Gewebe durchaus nicht gleich ist. Die Scheideschleimhaut wirkte schädlich, die Uterin- und Tubarschleimhaut dagegen sehr stark chemotaktisch auf die Spermatozoen, so daß die Spermatozoen sich auf solcher Schleimhaut wie ein Belag anschmiegten (vgl. Fig. 74).

c) Beständigkeit der physiologischen Eigenschaften der Spermatozoen.

Diese wurde bisher in drei Hauptrichtungen untersucht, und zwar kommt hier in Frage die Befruchtungs- und Vererbungsfähigkeit, wie auch die Beweglichkeit der Samenfäden. Was die Befruchtungs- und Vererbungsfähigkeit betrifft, so ist dieses Problem von prinzipieller Wichtigkeit für die Vererbungslehre, da sehr oft in der Literatur die Angaben erscheinen, daß die Uebertragung der väterlichen Eigenschaften von dem Zustande abhängt, in welchem sich die Spermatozoen befinden. Wäre diese Vermutung richtig, so könnten wir nach Belieben die Prävalenz der männlichen oder der weiblichen elterlichen Charaktere bei der Nachkommenschaft hervorrufen. Betrachtet man das Geschlecht als erbliches Merkmal, so könnte dadurch auch das männliche oder das weibliche Geschlecht bei den Nachkommen hervorgerufen werden. Wir haben bereits im Kapitel über die Geschlechtsgenese gesehen, daß diese Vermutung in der Tat zahlreichen Hypothesen zugrunde liegt. Ist sie aber berechtigt? Sehr gründliche Untersuchungen hat C. Herbst (77) in dieser Richtung durchgeführt. Die Echinidenspermatozoen wurden auf verschiedenste Weise künstlich geschädigt, z. B. durch Süßwasser, Natronlauge, kalkfreies Seewasser, Temperatur usw. und alle diese Versuche, durch Schädigung der Geschlechtsprodukte die Fähigkeit der letzteren, elterliche Eigenschaften zur Entfaltung zu bringen, in merklicher Weise abzuschwächen, sind sämtlich negativ ausgefallen. Solange die Spermatozoen ihre Befruchtungsfähigkeit bewahren, vermögen sie auch die Eigenschaften ihres Erzeugers auf die Nachkommenschaft zu übertragen.

Die Zeit, durch welche die Spermatozoen ihre Befruchtungsfähigkeit erhalten, fällt ungefähr zusammen mit der Dauer ihrer Beweglichkeit. In dieser Hinsicht wurde bereits von O. und R. Hertwig an Echinodermen die Beobachtung gemacht, daß sie nach 24 Stunden dauerndem Aufenthalt im Seewasser ihre physiologischen Eigenschaften beibehalten. Diese Beobachtung wurde später von T. Boveri (vgl. in dieser Beziehung die Arbeit von Schmidt, 144) u. a. bestätigt. Frl. J. Bury untersuchte in meinem Laboratorium die Abhängigkeit

der Dauer der Bewegungen und der Befruchtungsfähigkeit von der Temperatur des umgebenden Mediums bei den Spermatozoen von *Strongylocentrotus lividus* und fand, daß die Spermatozoen ihre Befruchtungs- und Bewegungsfähigkeit bei tieferer Temperatur länger behalten. So wurde festgestellt, daß, wenn bei 16—17° die Samenfäden nach ungefähr 36 Stunden zugrunde gehen, sie beim Aufenthalt bei der Temperatur von 0° noch nach sieben Tagen befruchtungsfähig bleiben. Die mit solchen Spermatozoen besamten Eier bewirken sofort die Bildung der Befruchtungsmembran. Auch die Bewegungsfähigkeit dieser Spermatozoen erweist sich als ganz unbeeinträchtigt [1]).

Bei den Insekten wurde festgestellt [Dzierzon, 55, 56, v. Siebold und Leuckart [2])], daß z. B. im Receptaculum seminis der Bienenkönigin das bei einmaligem Coitus eingeführte Sperma über 3 Jahre im befruchtungsfähigen Zustande verweilen kann.

Bei Vögeln wurden diesbezügliche Untersuchungen von D. Barfurth (10) und seinem Schüler Lau (97) angestellt. Zu diesem Zwecke wurden die Hähne kastriert und nach einiger Zeit geschlachtet und ihre Samenleiter auf den eventuellen Gehalt der Spermatozoen untersucht. Die Untersuchung ergab, daß noch am 24. Tage im Samenleiter Spermatozoen enthalten waren. Wenn nun auch durch dieses Resultat über die Lebensdauer der Spermatozoen im Eileiter des Huhns direkt nichts ausgesagt wird, so dürfen wir nach Barfurth (10) doch indirekt den Schluß ziehen, daß die Spermatozoen des Hahns auch in der Tube des Huhns dieselbe Lebensdauer haben werden. Auf Grund weiterer Untersuchungen, und zwar der Eier von Hennen, die nach einer Begattung isoliert wurden, kommt Barfurth zu der Ueberzeugung, daß man erst die Eier, die nach dem 40. Tage der Isolierung vom Hahn gelegt wurden, sicher als unbefruchtet ansehen kann.

Bei Säugetieren bewahren die Spermatozoen ihre Lebhaftigkeit bedeutend länger, wenn sie in den weiblichen Geschlechtswegen verweilen. Es ist längst bekannt (Benecke, 15), daß bei der Fledermaus die Begattung im Herbst, die Befruchtung der Eier dagegen erst im Frühjahr stattfindet, so daß sich die Spermatozoen durch den ganzen Winter im Uterus des Weibchens aufhalten. Bezüglich des menschlichen Spermas ist nur die Beobachtung von Dürsen ganz glaubwürdig, welcher bei einem operativen Eingriff lebende Spermatozoen im Eileiter fand, obschon sich die Patientin seit 9 Tagen in der Klinik befand und nach ihren Angaben der letzte Coitus vor 3½ Wochen stattgefunden haben sollte. Es ist dagegen ohne weiteres klar, daß die Lebens- und Bewegungsfähigkeit der Spermatozoen bedeutend kürzer dauert, wenn die äußeren Bedingungen sich abnorm verändern. So sistieren z. B. die Bewegungen der menschlichen Samenfäden außerhalb des Organismus bedeutend schneller, was mit dem Austrocknen des Spermas im Zusammenhang steht. Die Temperaturerniedrigung hat hier aller Wahrscheinlichkeit nach keinen Einfluß, da aus der neuesten Arbeit von Iwanow (79), welcher Spermatozoen des Hundes in einer feuchten Kammer bei 2° C hielt, sich ergibt, daß dieselben sehr lange leben können; er fand, daß sie sich 8 Tage lang bewegten. Der genannte Autor macht auch darauf aufmerk-

1) Die Arbeit von J. Bury wird demnächst im Arch. f. Entw.-Mech. erscheinen.
2) Vgl. vorhergehendes Literaturverzeichnis p. 567 u. 568.

sam, daß regelmäßiger Gaswechsel für die Lebensdauer von Bedeutung ist. Diese Behauptung ist jedoch bisher noch nicht bewiesen.

4. Die sekundären Geschlechtsmerkmale der männlichen Individuen und ihr Verhältnis zu den Geschlechtsdrüsen.

Wir haben bereits früher darauf hingewiesen, daß das wesentliche Geschlechtskriterium, wie eben erwähnt wurde, in der Fähigkeit zur Produktion der männlichen Geschlechtselemente besteht. Ich habe im vorhergehenden die Prozesse der Spermatogenese kurz geschildert und sodann die chemischen und physiologischen Eigenschaften der Sexualelemente besprochen. Jedoch ist damit das ganze Geschlechtsproblem der männlichen Individuen noch nicht erledigt. Direkte Beobachtung belehrt, daß die männlichen und die weiblichen Individuen sich nicht nur durch die Art der Geschlechtsdrüsen unterscheiden, welche den Organismus zur Produktion einer bestimmten Kategorie der Sexualelemente befähigen, sondern daß auch ein ganzer Komplex von morphologischen, physiologischen und psychologischen Eigenschaften mit der bestimmten Art der Geschlechtsdrüse zusammen aufzutreten scheint. Diese Charaktere nennen wir bekanntlich sekundäre Geschlechtscharaktere. Es ist weiter aus täglicher Erfahrung bekannt, daß männliche Individuen, welche ihre Geschlechtsdrüsen auf künstlichem Wege eingebüßt haben, welche also nicht imstande sind, ihre Geschlechtstätigkeit auszuüben, gewisse oft weitgreifende Abänderungen in ihrer Struktur und physiologischen Beschaffenheit aufweisen. Es drängt sich die Frage nach dem Zusammenhang zwischen den primären und den sekundären Charakteren im männlichen und weiblichen Geschlecht auf. Wir wollen uns hier nur mit den männlichen Individuen beschäftigen. Die erste Frage betrifft hier die Genese der sekundären Geschlechtscharaktere. Diese Frage wurde in sehr treffender Weise neuerdings von J. Meisenheimer (118) präzisiert. Es muß hier — sagt er — die Frage beantwortet werden, ob außer der Entwicklung der Keimdrüse „die übrigen Teile des Genitalapparates sowie die somatischen und psychischen sekundären Sexualcharaktere in ihrer Differenzierung abhängig sind von jener primären Bestimmung der Keimdrüse, oder ob der Impuls, welcher für ihre Ausbildung zum männlichen oder weiblichen Geschlecht entscheidend ist, ebenfalls unmittelbar von der jungen Keimzelle ausgeht, ob also ihre Bestimmung von vornherein eine ebenso primäre ist, wie diejenige der Geschlechtsdrüse".

Interessant ist ferner noch die eventuelle Frage, auf welche Weise dieser Einfluß auf den Organismus ausgeübt wird. Die zur Lösung dieser Frage bisher verwendeten Methoden bestanden

1) in der analytischen Untersuchung der Anomalien,

2) in der Untersuchung der durch parasitäre Kastration der Keimdrüsen beraubten Organismen,

3) in der Untersuchung der auf operativem Wege kastrierten Organismen,

4) in der Transplantation der Geschlechtsdrüsen des anderen Geschlechtes und nachträglichen Erforschung der morphologischen, physiologischen und psychischen Eigenschaften der untersuchten Tiere.

Was die erste Kategorie der Erscheinungen, d. i. die Mißbildungen betrifft, so kommen hier vor allem die Zwitterindividuen in Betracht,

und zwar die Exemplare, mit denen wir bei sogenanntem wirklichen Hermaphroditismus zu tun haben, wo sich also zwei Geschlechtsdrüsen je von anderem Geschlecht vorfinden, oder zwei gemischte Sexualdrüsen, d. i. zwei Ovotestes. Außerdem sind hier auch die sogenannten Pseudohermaphroditen von Belang. Zu dieser Kategorie gehören jene Mißbildungen, bei denen die innere Geschlechtsdrüsenorganisation normal gestaltet ist, die sekundären Geschlechtscharaktere dagegen eine Reihe von Merkmalen zeigen, welche der Art der Geschlechtsdrüse nicht entsprechen. In der Literatur wurden zahlreiche Fälle solcher Mißbildungen bereits beschrieben. Vorläufig werde ich darauf nicht näher eingehen, da wir noch im Kapitel über Hermaphroditismus die wichtigsten physiologisch verwerteten Zwitterfälle kennen lernen werden. Hier genügt nur die Bemerkung, daß wir besonders auf Grund der Literatur, welche die wirbellosen Tiere betrifft, zu der Schlußfolgerung kommen müssen, daß sich durch die Gestaltung dieser Mißbildungen der direkte Einfluß der Keimdrüsen auf die sekundären Geschlechtscharaktere nicht nachweisen läßt. Im Gegenteil, die Untersuchung der Zwitter läßt auf eine gewisse Unabhängigkeit zwischen den primären und sekundären Geschlechtscharakteren schließen. Es kommen nämlich Individuen vor, welche äußerlich als Zwitter gelten können, deren innere Organisation rein eingeschlechtlich ist. Das Gegenstück dazu bilden jene Fälle, welche bei innerer Untersuchung als Zwitter erscheinen, äußerlich dagegen die Merkmale nur des einen Geschlechtes aufweisen.

Von größerer Bedeutung sind entschieden die Beobachtungen an Kastraten, und zwar interessieren uns in diesem Kapitel diejenigen Fälle, welche sich auf die Kastration der männlichen Individuen beziehen. Die Kastration kann in der Natur durch Parasiten, welche in den Gonaden der Tiere leben, bewerkstelligt werden. Die Entdeckung dieser Erscheinung verdanken wir A. Giard, von dem sie auch als „castration parasitaire", parasitäre Kastration, bezeichnet wurde.

A. Giard (61, 62) hat nämlich festgestellt, daß die zu der Gruppe der Rankenfüßer (Cirripedia) gehörende *Sacculina Fraissea*, welche in den Geschlechtsdrüsen der Krebse parasitiert, die Sexualdrüsen von *Stenorhynchus phalagium* fast zum Verschwinden bringen kann. Die Merkmale des betreffenden Geschlechts werden dadurch reduziert und in manchen Fällen können die Charaktere des entgegengesetzten Geschlechtes später bei dem untersuchten Individuum auftreten. Dieselben Erscheinungen hat Giard (62, 63) später bei anderen Krebsen (*Eupagarus Benhardus, Gebia stellata, Palaemon, Hippolite* u. a.) beschrieben. Aber außerdem wurde die Erscheinung der parasitischen Kastration[1]) auch bei anderen Tier- und Pflanzenklassen beobachtet (Giard, 64). Bei den Krustaceen, Insekten Mollusken, Echinodermen, wurde die parasitische Kastration von verschiedenen Autoren beobachtet. Im Pflanzenreiche kommt sie bei *Lychnis dioica* vor, bei welcher die Antheren durch *Ustilago antherarum* vernichtet werden. Auch *Saponaria officinalis* soll von *Ustilago saponariae* befallen werden.

1) Ich gehe hier auf die Beschreibung einzelner Fälle der parasitären Kastration nicht ein, um die morphologischen Schilderungen zu vermeiden. Dem Leser, welchen diese Erscheinung auch vom morphologischen Standpunkte interessiert, empfehle ich das ausgezeichnete Sammelreferat von Julin (81).

Als eine auffallende Eigentümlichkeit der parasitären Kastration wurde von GIARD (62) hervorgehoben, daß ihr der Charakter der definitiven Kastration nicht zukommt. Sie ist temporär, und nachdem die die Kastration hervorrufenden Parasiten abgestorben sind, können sich sowohl die Geschlechtstätigkeit wie auch die sexuellen Charaktere wieder entfalten. G. SMITH (151) hat in seinen ausgezeichneten biologischen Studien über die Rhizocephalen ebenfalls festgestellt, daß die Geschlechtsdrüsen von *Inachus mauritanicus* [1]), *Pachygrapsus marmoratus* und *Eriphia spinifrons* von Parasiten, besonders von *Sacculina* und *Entoniscus* befallen wird. *Entoniscus* greift nie die funktionierenden Gewebe der Sexualdrüse an, *Sacculina* dagegen bewerkstelligt die Reduktion der Geschlechtsdrüsen. Die Männchen von *Inachus scorpio*, dessen Geschlechtsdrüse von dem Parasiten zur Reduktion, resp. zum Verschwinden gebracht wird, zeigt eine beträchtliche Verminderung der für das Männchen charakteristischen sekundären Merkmale, so daß in gewissen Fällen der männliche Charakter sich nur noch durch das Kopulationsorgan äußert. Fig. 75 zeigt ein Männchen, Fig. 76 ein Weibchen von *Inachus mauritanicus* in ventraler Ansicht; in etwas schematischer Darstellung ist das Männchen in dorsaler Ansicht (ohne Extremitäten) in Fig. 77, das Weibchen in Fig. 78 in dorsaler Ansicht abgebildet. Die auffallendsten Differenzen treten in Abdomen- und Scherengestalt auf. Fig. 79 stellt ein Männchen dar, welches durch den Parasiten kastriert wurde, die hermaphroditische Gonade entwickelt hat und die sekundären Merkmale des Weibchens zeigt. An Abdomen- und Scherengestalt ist dies sofort sichtbar. Die Weibchen dagegen, deren Eierstöcke von Parasiten befallen worden sind, zeigen keine Veränderungen der sekundären Sexualcharaktere, welche auf das Auftreten der Merkmale des entgegengesetzten Geschlechts hinweisen. G. SMITH hat ferner gezeigt, daß diejenigen Männchen, welche nach parasitischer Kastration ihre äußeren Sexualcharaktere gänzlich verändert haben, wohl imstande sind, die vernichteten Geschlechtsdrüsen zu regenerieren. Das Produkt dieser Regeneration bildet eine echte hermaphroditische Drüse, welche sowohl reife Eier als auch Spermatozoen erzeugen kann. Diese Eigenschaft kommt solchen Individuen nicht zu, die nur teilweise ihre sekundären Geschlechtscharaktere verändert haben [2]).

Ein Gegenstück bildet die neuerlich von E. STRASBURGER (161) gemachte Beobachtung, daß die weibliche Pflanze von *Melandryum rubrum* oder *album*, welche mit dem Pilz *Ustilago violacea* infiziert wurde, an Stelle der vernichteten weiblichen Geschlechtsorgane die männlichen auszubilden vermag.

Die oben beschriebenen Tatsachen wurden auch in theoretischer Hinsicht von G. SMITH verwertet. Es ist nämlich von besonderer Wichtigkeit, daß die Entfaltung der weiblichen sekundären Charaktere im männlichen Individuum, welches eine parasitäre Kastration überstanden hat, in Abwesenheit der Keimdrüse verläuft. Man könnte

---

1) In der Monographie von SMITH wird die Species als *Inachus scorpio* bezeichnet; später hat sich aber der genannte Autor überzeugt, daß er es mit *Inachus mauritanicus* zu tun hatte.

2) In seiner neuesten Arbeit hat SMITH (155) auch die Unterschiede in der Zusammensetzung des Blutes bei den durch Parasiten befallenen und ganz normalen Individuen festgestellt.



Fig. 75. Männchen von *Inachus mauritanicus*, von der ventralen Fläche gesehen. Nach G. Smith.

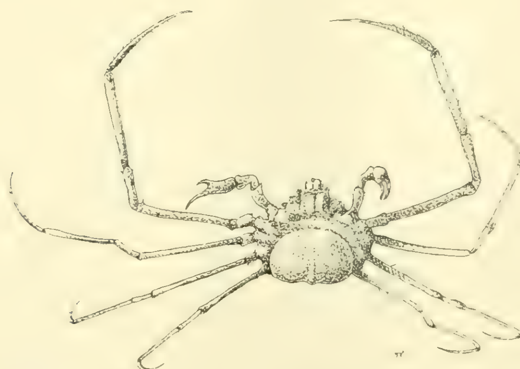


Fig. 76. Weibchen von *Inachus mauritanicus*, von der ventralen Fläche gesehen. Nach G. Smith (151).



Fig. 77.



Fig. 78.

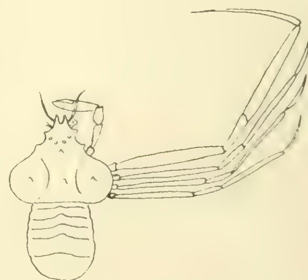


Fig. 79.

Fig. 77. Männchen von *Inachus mauritanicus*, von der dorsalen Fläche gesehen. Nach G. SMITH (151).

Fig. 78. Weibchen von *Inachus mauritanicus*, von der dorsalen Fläche gesehen. Nach G. SMITH (151).

Fig. 79. Männchen nach parasitärer Kastration. Nach G. SMITH (151).

nämlich vermuten, daß die Ausgestaltung der sekundären Geschlechtscharaktere unter direktem Einfluß der betreffenden Sexualdrüse verläuft. Demgegenüber muß jedoch auf Grund von SMITHs Erfahrungen bemerkt werden, daß, bevor sich der Eierstock in dem Individuum ausgebildet hatte, resp. bevor das Individuum hermaphroditisch geworden war, die weiblichen Merkmale sich im Organismus entfaltet haben. Die Tatsache jedoch, daß die hermaphroditische Drüse zur Entwicklung gelangte, bildet den Beweis, daß dem Organismus die Potenz zukommt auch die weibliche Genitaldrüse auszubilden. Nicht also direkt auf die spezifische Genitaldrüse selbst, sondern auf die Potenz, welche den Organismus auszeichnet, diese Genitaldrüse zu produzieren, ist auch die Fähigkeit zurückzuführen, die sekundären Geschlechtscharaktere zu bilden. „Mit anderen Worten — sagt G. SMITH — die Differenzierung der sekundären Geschlechtscharaktere ist nicht von der Anwesenheit der korrespondierenden differenzierten Gonaden abhängig, sondern die Differenzierung der beiden, sowohl der primären als auch der sekundären Sexualcharaktere ist auf den gemeinsamen Faktor zurückzuführen, von dem man vermuten kann, daß er sich im Körper als sexuelle formative Substanz befindet“ (SMITH, 151, p. 84).

Von MORGAN wurde die Frage aufgeworfen, ob die durch parasitäre Kastration durch *Sacculina neglecta* bei dem *Inachus mauritanicus* ♂ hervorgerufenen Veränderungen sich nicht durch die Hemmung der Entwicklungsprozesse bzw. durch Neuerwerbung der jugendlichen Charaktere erklären lassen. In einer neueren Arbeit (152) weist SMITH darauf hin, daß die jugendliche Form der beiden Geschlechter und die Gestalt eines ausgewachsenen Weibchens sehr auffallend voneinander unterscheidbar sind. Nehmen die infizierten Männchen die Merkmale eines Weibchens an, so ist das Abdomen, um welches es sich zunächst handelt, gar nicht das jugendlicher Individuen. Außer der Abdomengestalt sind noch die Abdominalanhänge, welche bei jugendlichen und ausgewachsenen Formen voneinander differieren, in Betracht zu ziehen. Auch nach diesem Merkmal zu urteilen muß man nach SMITH zu dem Schluß gelangen, daß die Veränderungen, welche in dem parasitär kastrierten Männchen vorkommen, sich nicht auf die Hemmung der Entwicklung oder auf die Erwerbung der jugendlichen Charaktere zurückführen lassen.

Interessant ist auch die neue Beobachtung von SMITH (152), daß die ganz jungen, noch nicht reifen Männchen durch Infektion mit *Sacculina* veranlaßt werden, vorzeitig die Merkmale von ausgewachsenen Weibchen äußerlich anzunehmen. Die Gonade fällt inzwischen einer Degeneration anheim und diese Rückbildung beruht zum Teil auf einer regen Proliferation des Bindegewebes, zum Teil auf dem Prozeß, den SMITH als Autodigestion bezeichnet. Phagocytose soll dabei nicht stattfinden.

Bei Vertebraten wurde die parasitäre Kastration bei *Gallus bankiva* von Smith (152) beschrieben. Äußerlich machte sich der Prozeß durch Verkleinerung des Kammes kenntlich. Bei der Sektion konnte Smith Tuberkulose verschiedener Organe und auch des Hodens feststellen.

Jetzt wollen wir die Ergebnisse derjenigen Untersuchungen überblicken, welche auf operativ durchgeführter Kastration beruhten, resp. diejenigen, bei denen nach operativer Kastration der männlichen Geschlechtsdrüse die Implantation der weiblichen Gonade durchgeführt wurde.

Die ersten Versuche in dieser Beziehung wurden von G. Stamati (156 a) ausgeführt, doch war das Ergebnis der von ihm am Flußkrebs vorgenommenen Operation ein negatives. Von großer Bedeutung sind die Resultate der Experimente von F. Th. Oudemans (130), welcher an dem Spinner *Limandria dispar* Experimente anstellte. Dieses Tier zeichnet sich durch ausgesprochenen Sexualdimorphismus aus. Die Männchen und Weibchen unterscheiden sich voneinander sehr beträchtlich bezüglich der Größe, Gestalt und Farbe ihrer Flügel. Oudemans nahm die Exstirpation der Sexualdrüsen noch im Raupenstadium vor und überzeugte sich sodann, daß die Entfaltung der Sexualcharaktere durch Beseitigung der Geschlechtsdrüsen durchaus nicht alteriert wird. Gegen die negativen Resultate von Oudemans konnte man einwenden, daß die Kastration vielleicht in einem zu späten Entwicklungsstadium unternommen wurde, Oudemans (130) selbst wollte die Ergebnisse seiner Versuche nicht verallgemeinern, da er sie nur an einer Species durchgeführt hatte, und da kann die Vermutung nicht ausgeschlossen werden, daß die Sexualcharaktere phylogenetisch vielleicht zu stark fixiert sind.

Kellogg (83) stellte nun weitere Experimente an dem Seidenspinner *Bombyx mori* an. Gleich nach der zweiten, dritten oder vierten Häutung wurde der Raupe vermittels einer heißen Nadel die Geschlechtsdrüse (Hoden oder Eierstock) ausgebrannt. Die Experimente von Kellogg ergaben folgendes: 1) Die Regeneration der vernichteten oder beschädigten Geschlechtsdrüsen findet nie statt; 2) die Destruktion der primären Geschlechtsorgane, möge sie auch vor der Entwicklung der sekundären Sexualcharaktere stattfinden, beeinflußt die Ausgestaltung der letzteren nicht.

Von Kopeć wurde hervorgehoben, daß die Versuche von Kellogg (83) allerdings nicht ganz einwandfrei sind, da dieser Autor keine Kontrolle durchführte, ob und inwieweit die Geschlechtsdrüsen künstlich vernichtet wurden.

In neuester Zeit sind über dieses Thema mehrere recht wichtige Mitteilungen von J. Meisenheimer (118) und Kopeć (87—89) erschienen. Diese Verfasser haben sich ebenfalls die Lösung der Frage zur Aufgabe gestellt, inwieweit die Entfaltung der sekundären Geschlechtscharaktere von den Sexualdrüsen abhängig sind. Die Autoren bedienten sich der Kastrations- und Transplantationsmethode.

J. Meisenheimer experimentierte an *Lymandria dispar*. Die Geschlechtsdrüsen liegen in dem 5. Segment des Raupenkörpers (Fig. 80) und hier wurden sie entweder in frühen Entwicklungsstadien galvanokaustisch vernichtet, oder in späteren Stadien wurde ein Einschnitt mit einer feinen Augenschere gemacht und die Geschlechtsdrüse exstirpiert. Die

Exstirpation der Geschlechtsdrüse ergab beim männlichen Geschlecht bezüglich der Entwicklung der Anhangsdrüsen des Geschlechtsapparates und Ausführgänge vollkommen negativen Erfolg. Die Geschlechtsdrüse erwies sich nämlich bezüglich des Differenzierungsvermögens dieser Organe als völlig machtlos. Fast denselben Effekt (bis auf die Geschlechtsgänge, welche gewisse Reduktionen aufwiesen) ergab die Kastration der weiblichen Individuen. J. Meisenheimer führte die Transplantation der Geschlechtsdrüsen in die kastrierten Individuen des entgegengesetzten Geschlechts durch, was vollkommen gelang. Die transplantierten Organe entwickelten sich in Individuen des entgegengesetzten Geschlechtes sehr gut. Fig. 81 zeigt die innere Organisation eines so behandelten Individuums. Der männliche Falter wurde hier künstlich zu einem Zwitterindividuum umgewandelt. Wir sehen, wie stark sich die Eier enthaltenden Ovarien entfaltet haben, und daß der Hoden neben den Ovarienröhrchen liegt.

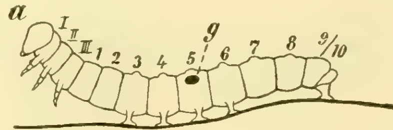


Fig. 80. Seitenansicht einer Raupe von *Lymandria dispar*. *g* Geschlechtsdrüse. Nach Meisenheimer (118).

Trotzdem jedoch die Transplantation der weiblichen Gonade in das männliche Individuum so gut gelang, blieb eine solche Transplantation ohne Einfluß auf die Morphologie des Tieres wie das Fehlen der eigenen entsprechenden Geschlechtsdrüse.

Was die äußeren sekundären Geschlechtscharaktere betrifft, so überzeugte sich Meisenheimer ebenfalls, daß weder die Kastration, noch die Implantation der Geschlechtsdrüsen irgendeinen Einfluß auf die Gestaltung der sekundären äußeren Geschlechtsmerkmale ausübt.

Um noch tiefer in das Problem einzudringen, stellte Meisenheimer Experimente an, welche bezweckten, den Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf die sekundären Sexualcharaktere bei ihrer nicht mehr ontogenetischen, sondern regenerativen Entfaltung zu studieren. Es könnte nämlich die Vermutung wahrscheinlich erscheinen, daß die sekundären Geschlechtscharaktere in dem ontogenetischen Geschehen derart fixiert sind, daß die Geschlechtsdrüsen ihnen gegenüber gewissermaßen machtlos sind. Nun stellte Meisenheimer die nächste Experimentenserie so an, daß gleichzeitig mit der Kastration, resp. Transplantation der Geschlechtsdrüsen aus dem Individuum vom entgegengesetzten Geschlechte die ursprüngliche Anlage eines Sexualcharakters entfernt und der Organismus dadurch veranlaßt wurde, dieselbe neu durch einen Regenerationsvorgang zu ersetzen, was bereits unter dem Einfluß der geänderten Gonade geschah.

Diese sehr scharfsinnig angestellten Experimente hatten ebenfalls nur negativen Erfolg. Es stellte sich heraus, daß sowohl in jenen Fällen, in denen die Neubildung der Flügel während der regenerativen Entwicklung jeglicher Einwirkung einer Geschlechtsdrüse entbehrte, als auch in solchen Fällen, wo die Regeneration beim Individuum in Gegenwart der Keimdrüse des entgegengesetzten Geschlechtes verlief, sich nirgends auch nur eine Andeutung des Einflusses der Abwesenheit der Drüse resp. des Einflusses der fremden Gonade bemerken ließ.



Fig. 81. Innere künstlich erzeugte Zwitterorganisation eines männlichen Falters von *Lymandria dispar*. *ov* Ovarien, *H* Hoden. Nach Meisenheimer (118).

Was den Geschlechtstrieb anbelangt, so stellten zuerst Oudemans (130), dann Kopeć (87, 89) und auch Meisenheimer fest, daß die kastrierten Falter in keiner Weise ihre Sexualitätsinstinkte einbüßen. Die Männchen vollziehen normalerweise die freilich unfruchtbare Begattung.

Neuerdings haben die Befunde von Meisenheimer in einer neuen ausführlichen Arbeit von Kopeć (89) eine Bestätigung und Erweiterung gefunden. Der genannte Verfasser experimentierte ebenfalls mit *Lymandria dispar* und nahm gleichfalls die Kastrationen und Gonadentransplantationen vor. Bei letzterer Versuchsmethode verpflanzte er sogar Gonaden von mehreren Exemplaren in das Individuum des entgegengesetzten Geschlechtes, wie wir aus der seiner Arbeit entnommenen Abbildung ersehen können (Fig. 82). Er untersuchte cytologisch auch das Verhalten der implantierten Gonaden im Individuum des entgegengesetzten Geschlechtes cytologisch und es gelang ihm auch, die Funktion der Drüsen festzustellen, da sich darin Geschlechtselemente bildeten. Die Spermato- und Ovogenese verläuft ganz normal. In einer weiteren Versuchsserie führte Kopeć Blut- und Keimplasmatransplantation durch, und zwar vom entgegengesetzten Geschlecht wie auch in Individuen fremder Arten wie aus Raupen von *Monacha*, *Chrysorrhoea*, *Neustria*, *Quercifolia*, *Pavonia* in *Dispar*-Raupen und stellte dabei fest, daß die Transfusion von Blut zwar keine Hämolyse hervorruft, daß jedoch diese Eingriffe eine Umgestaltung der Geschlechtsmerkmale oder überhaupt irgendwelcher Charaktere nicht herbeiführen.

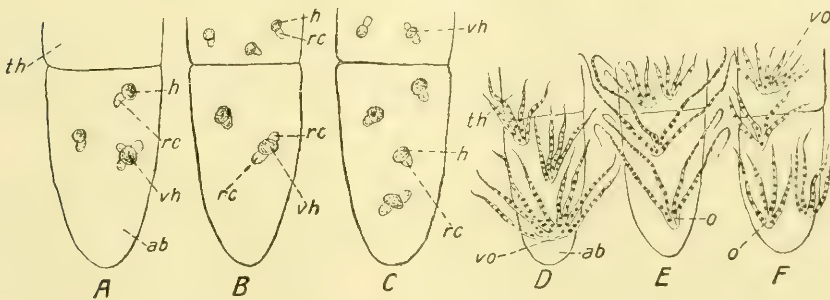


Fig. 82. Schematische Darstellung nach Lage und Zahl transplantierter andersgeschlechtlicher Gonaden bei *Lymandria dispar*. *th* Thorax, *ab* Abdomen, *h* einfache, *vh* zusammengewachsene Hoden, *rc* regenerierte Calices, *o* einfache, *vo* zusammengewachsene Ovarien. A—C ♀♀, D—F ♂♂. Nach S. Kopeć (89).

Die Resultate von Kopeć sprechen demnach ebenfalls „für die Unabhängigkeit der Ausbildung sekundärer Geschlechtsmerkmale von der Anwesenheit der Gonaden“.

Auch die Geschlechtsinstinkte hängen von der Anwesenheit resp. von der Art der Gonade nicht ab, „denn sowohl operierte Falter kopulieren untereinander als normale Falter mit operierten ebenso leicht, wie dies unter normalen Stücken zu geschehen pflegt. Das Männchen kopuliert sogar mit einem abgetrennten weiblichen Abdomen“ (Kopeć, 89, p. 91).

Bezüglich der höheren Tiere besitzen wir zahlreiche Literaturangaben, welche sich sowohl auf den Einfluß der Kastration als auch auf die Transplantationsversuche beziehen. Genauere Untersuchungen in dieser Beziehung (vgl. auch das Sammelreferat von Worch, 170) ergaben, daß die Kastration bei Tieren auf verschiedene Merkmale und Eigenschaften einwirkt, und zwar, wie es Worch zusammenstellt, auf die Fortpflanzungsfähigkeit, auf die Stimme, auf das Knochen-

wachstum, Schädelbildung, Geweih- und Gehörnbildung, auf das Haarkleid und die Anhänge, auf die Zitzen der männlichen Tiere, auf den Fettbestand, auf die Geschlechtsorgane, auf die akzessorischen Drüsen des Geschlechtsapparates, auf die Geschlechtsinstinkte, auf den allgemeinen Habitus und allgemeinen Stoffwechsel.

Ohne auf die morphologischen Details einzugehen, möchte ich hier nur einige Befunde in dieser Beziehung kurz erwähnen. Was die Fortpflanzungsfähigkeit betrifft, so bedarf es keiner Motivierung, daß sie nach vollständiger Kastration vollkommen erlischt. Das Wachstum des Skelettes wird gleichfalls von der Kastration beeinflußt, was aus früheren Beobachtungen von Becker (12) und von Tandler und Grosz (163a) hervorgeht. Bei menschlichen früh kastrierten Eunuchen haben die Autoren ein über den Durchschnitt hinausgehendes Längenwachstum festgestellt und fanden ein Mißverhältnis zwischen Extremitäten- und Rumpflänge und endlich auch das Persistieren der Epiphysenfugen über den Zeitpunkt hinaus, zu welchem sie normal zu verstreichen pflegen. Das menschliche Kastratenbecken trägt die Charaktere eines Kinderbeckens.

Bei allen diesen Veränderungen handelt es sich nicht um wirkliche Umgestaltungen, sondern mehr um Hemmungserscheinungen. In dieser Hinsicht bilden diese Beobachtungen die Bestätigung der allgemeinen, bereits früher durch gründliche Forschungen von Sellheim (146a) festgestellten Regel, daß die Kastration nicht das Individuum mit den Charakteren des anderen Geschlechtes ausstattet, sondern eventuell stärkere Entwicklung mancher Organe hemmt. Die Forschungen von Sellheim (146a, b, c) wurden an Rindern, besonders aber an Vögeln ausgeführt.

Die Veränderungen der Schädelgestalt wurden auch bei anderen Tieren festgestellt. Wir ersehen es auch aus den sehr interessanten Studien von Rörig (138), welche ganz entschieden für den Einfluß der Geschlechtsdrüse auf das Kopfskelett und das Geweih sprechen. Bei männlichen Individuen stellte dieser Autor folgendes fest:

„Die Wirkung, welche partielle oder totale Kastration männlicher Cerviciden auf die Geweihentwicklung ausübt, sind sehr verschieden, je nach den Lebensperioden des betreffenden Individuums und je nach dem Stadium, in welchem die Geweihentwicklung sich befindet.

Totale Kastration eines noch jugendlichen Individuums, das noch keine Stirnbeinzapfen entwickelt hat, hat zur Folge, daß weder Stirnbeinzapfen noch Geweihe jemals entwickelt werden.“

Die Kastration hat auch nach den Beobachtungen von Rörig einen ausgesprochenen Einfluß auf die Schädelkonfiguration, „insofern als der Schädel des kastrierten männlichen jungen Hirschkalbes die Form des Schädels eines ♀ annimmt“.

„Partielle Kastration eines noch jugendlichen Individuums verhindert nicht die Entwicklung von Stirnbeinzapfen und von Geweihen. Das entwickelte Geweih kann eine normale Form haben, ist aber schwächer.“

„Erfolgt die Kastration nach Beendigung der Stirnzapfenentwicklung und vor Beginn der ersten Geweihbildung, dann entwickeln sich kleine Kolbengeweihe von mehr oder minder abnormer Form und schwächlicher Konsistenz.“

Wird die Kastration in der Zeitperiode der Geweihentwicklung vorgenommen, so können die sich bildenden Geweihe nie ausreifen; wenn dagegen totale Kastration zur Zeit der Geweihreife erfolgt, so werden die Geweihe innerhalb weniger Wochen abgeworfen. Das Geweih, welches an Stelle des abgeworfenen entsteht, ist klein, sprossenlos, porös, oft mißgebildet. A. Rörig weist auch darauf hin, daß die Atrophie und Verletzung der Geschlechtsdrüse verschiedene Abänderungen hervorruft.

Schon aus der Arbeit von Disselhorst geht hervor (56a), daß eine Abhängigkeit zwischen der Keimdrüse und den akzessorischen Drüsen (wie Ampullae des Samenleiters, Glandulae vesiculares, prostata, glandulae Cowperi) zu bestehen scheint. Nach den Beobachtungen Grubers sind bei menschlichen Kastraten die Samenblasen sehr verkleinert, jedoch mit einer Flüssigkeit gefüllt; dasselbe hat Gruber bezüglich der Protastata konstatiert. Diese Beobachtungen scheinen dafür zu sprechen, daß der Grad der Entwicklung der akzessorischen Drüsen von der Keimdrüse abhängig ist, daß jedoch ihre Funktion mit der Samenabsonderung nichts zu tun hat. Auch nach White erleidet die Prostata nach der Kastration eine bedeutende Atrophie. Die von Steinach (157) an Ratten gemachten Beobachtungen lehren, daß die akzessorischen Geschlechtsdrüsen überhaupt nicht zur Entwicklung gelangen, wenn die Kastration vor der Pubertät ausgeführt wird. Auch die neuesten Untersuchungen von J. Tandler und S. Grosz (163a) bestätigen die früheren Beobachtungen. Die Autoren haben nämlich die Prostata und die Samenblasen bei Eunuchen in einem infantilen Zustande gefunden.

An jungen Hähnen von Foges (58a) angestellte Kastrationsversuche ergaben, daß minimale Stücke des zurückgelassenen funktionsfähigen Hodenparenchyms ausreichen, um die Erhaltung der sekundären Geschlechtscharaktere zu sichern. Dasselbe Resultat kann durch Implantation des Hodens in die Bauchhöhle des Kastraten erreicht werden (Lode, 101a).

Loewy (111) stellte Versuche an, in denen junge Kapaune mit Hodensubstanz gefüttert wurden und konnte wahrnehmen, daß sowohl die sekundären Geschlechtsmerkmale, wie Kämme und Bartlappen, als auch das Knochensystem beeinflußt wurden.

Zu dieser Kategorie der Experimente gehören auch die neueren sehr wichtigen Untersuchungen von M. Nussbaum (129a). Dieser Forscher ging von der Voraussetzung aus, daß man auf Grund der bisherigen Forschungsergebnisse bei höheren Tieren doch einen Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf die Ausgestaltung der sekundären Geschlechtscharaktere annehmen muß. Es drängt sich also die Frage auf, ob die Keimdrüsen durch einen von ihnen bereiteten Stoff, der ins Blut übertritt, auf die Brunstorgane wirken, oder ob eine einfache Nervenreizung in den Geschlechtsdrüsen auf die sekundären Geschlechtscharaktere einen wachstumerregenden Einfluß ausübt. Alle bisherigen Experimente an höheren Tieren erklärt M. Nussbaum (129a), als ungeeignet zur Entscheidung der Frage, ob es sich in dieser Hinsicht um eine innere Sekretion, d. h. um chemischen oder um nervösen Einfluß handelt. Zur Ermittelung dieses Problems hat er folgende Versuche am Landfrosch (*Rana fusca*) ausgeführt.

Es ist bekannt, daß bei dem Frosch in der Brunstzeit oder besser, wie H. Gerhartz nachgewiesen hat, vor der Brunstzeit die Samenblasen stark anschwellen; dasselbe kann auch am Daumen und an den Vorderarmmuskeln konstatiert werden. Nun führte Nussbaum (129a) eine einseitige und doppelseitige Kastration an männlichen Individuen durch, wobei die Versuchstiere stark gefüttert wurden, und es ergab sich aus diesen Experimenten, daß sich bei solchen Tieren eine weitgehende Rückbildung der Brunstorgane trotz der guten Fütterung einstellte. In weiteren Experimenten überzeugte sich Nussbaum, daß die Geschlechtsdrüse sich aus kleinen, nach der Exstirpation noch zurückgebliebenen Resten zu regenerieren vermag und bei der Neubildung von Hodengewebe sich auch die Brunstorgane neu entwickeln. In Anbetracht dessen drängt sich die Frage auf, ob man durch die Uebertragung der Geschlechtsdrüse in die Bauchhöhle des kastrierten Tieres die Rückbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale verhindern könnte. Es hat sich jedoch herausgestellt, daß die in die Bauchhöhle übertragenen Hodenstücke einer Degeneration [1]) anheimfallen, auch wenn die Uebertragung ohne jede Reizung erfolgt und auch wenn die Blutgefäße in die Kapsel des Hodens hineinwachsen. Die eintretende Vernichtung und Aufsaugung des implantierten Hodens war also offenbar der Grund, daß diese Implantation des Hodens die Wirkung der anfänglichen völligen Kastration des Tieres nicht aufzuheben vermochte.

Die wichtigsten Resultate ergab jedoch diejenige Serie von Experimenten, in welcher der genannte Forscher den Froschkastraten kleine Hodenstücke oder eine gewisse Menge zerquetschter Hodensubstanz von derselben Species in die Rückenlymphsäcke implantierte resp. injizierte. Diese Prozedur wurde mehrmals wiederholt: so daß die implantierten Hoden nur einige Zeit lang im Rückenlymphsack belassen und sodann durch einen frischen Hoden ersetzt wurden. In anderen Experimenten wurde die zermalmte Hodensubstanz in aseptischer Weise in den Rücken- oder Oberschenkellymphsack eingespritzt. Die Einverleibung von wirksamer Hodensubstanz übte auf den Zustand der Brunstorgane einen beträchtlichen Einfluß aus. Sowohl die Daumenschwielen als auch die Samenblasen sind bei den so behandelten Versuchstieren allerdings nicht so groß wie bei normalen Fröschen; der Unterschied aber gegenüber den Organen reiner Kastraten ist ganz beträchtlich.

Da durch Resorption der Hodensubstanz der Einfluß der Kastration auf die Brunstorgane wenigstens teilweise aufgehoben werden kann, so ist es einleuchtend, „daß diese Wirkung in einem chemischen Einflusse begründet ist, der nicht allein vom normalen, lebenden Hoden, sondern auch von der überlebenden, aus dem Zusammenhang mit Gefäßen und Nerven gelösten Hodensubstanz ausgeht“.

Die hier besprochenen Experimente von Nussbaum schließen die Wirkung der Nerven, nämlich der zentripetalen aus. Es bleibt jedoch noch die Frage offen, ob denn das Sekret der Hoden auch ohne zentrifugale Nerven auf die Brunstorgane zu wirken imstande sei. Nussbaum hat bereits früher Experimente in dieser Beziehung an-

1) Diese Tatsache wurde allerdings bei der Transplantation der Gonade von einem Geschlecht in das andere bereits bei Triton von Herlitzka (77a) nachgewiesen.

gestellt, deren Prinzip in der Durchschneidung der peripheren (zentrifugalen) zu den Brunstmuskeln führenden Nerven bestand, und war auf Grund dieser Experimente zu der Ansicht gekommen, „daß das Hodensekret ins Blut aufgenommen wird und wie ein spezifisches Gift nur auf gewisse nervöse Zentren wirkt, bestimmte Ganglien-gruppen reizt, die alsdann vermittels zentrifugaler, peripherer Nerven Form- und Stoffwechseländerungen in den von ihnen innervierten Organen anregen“.

Pflüger (135a) erklärt jedoch die von M. Nussbaum angeführten Argumente, welche sich auf Vermittelung des Nervensystems beziehen, für nicht ausreichend. Immerhin bleibt aber die Tatsache unanfechtbar, daß die Geschlechtsdrüsen Säfte abgeben, welche die Ausgestaltung der Brunstorgane beeinflussen.

Eine Bestätigung und Erweiterung der Experimente von M. Nussbaum haben die späteren Versuche von W. Harms (74a, b) ergeben. Harms hat auch die Hoden- und Ovarialsubstanz bei Kastraten injiziert. Die Versuche mit Injektion der Ovarialsubstanz haben jedoch keine definitive Entscheidung gebracht. Wir finden diese aber in den Arbeiten von Meisenheimer (119, 120), der sich die Frage gestellt hat, ob die männlichen sekundären Geschlechtscharaktere durch die weiblichen Genitaldrüsen zur Bildung angeregt werden können. Das männliche Froschindividuum wurde kastriert und dadurch seine Daumenschwielen (Fig. 83) zur Reduktion gebracht (Fig. 84). Nun hat Meisenheimer die Entdeckung gemacht, daß auch durch nachträgliche Eierstocksimplantation die Daumen wieder ihre charakteristische Form annehmen und sehr bedeutend anschwellen (Fig. 84a), obschon diese Anschwellung derjenigen nachsteht, die durch Implantation der männlichen Drüse hervorgerufen wird.

Neuerdings stellt Steinach (159, 160) Versuche an, um andere sekundäre Geschlechtsmerkmale mit Hilfe der Implantationsmethode zu prüfen. Der genannte Autor kastrierte die Männchen von Meerschweinchen und Ratten und fütterte sie mit Hodensubstanz (159), was jedoch vollständig negative Resultate ergab. Nun implantierte er in seinen neuesten (160) Versuchen den Kastraten die Ovarien subkutan oder subperitoneal, wobei zu bemerken ist, daß zur Operation ganz junge Tiere, und zwar Ratten von 3—4 Wochen, Meerschweinchen von 2—3 Wochen verwendet wurden. Es hat sich gezeigt, daß die implantierten Ovarien im männlichen Körper ganz gut anheilen, wachsen und reifen. Nun war es interessant festzustellen, ob das Wachstum der männlichen Merkmale bei diesen jungen Tieren durch die Anwesenheit der Genitaldrüse des entgegengesetzten Geschlechtes gefördert wird. Die von Steinach durchgeführte Kontrolle ergab, daß dies nicht der Fall ist, woraus sich ergibt, daß die Sache sich bei Säugetieren anders verhält, als es Meisenheimer (119, 120) bei Fröschen in seinen neuesten oben besprochenen Beobachtungen gefunden hat. Die Einwirkungen der männlichen und der weiblichen Genitaldrüsen auf die sekundären Geschlechtscharaktere sind nicht identisch, sondern die Drüse jedes der beiden Geschlechter wirkt spezifisch ein.

Es ergab sich weiter, daß die weibliche Pubertätsdrüse auf die Entfaltung der männlichen Geschlechtscharaktere hemmend wirkt, und zwar auf Penis- und Schwellkörperentwicklung. Werden andererseits die



Fig. 83.

Ausführgänge des weiblichen Geschlechtsapparates (Tube und Uterus) in den männlichen Organismus implantiert, so wachsen hier diese Organe nur dann, wenn gleichzeitig mit ihnen auch die Eierstöcke eingepflanzt worden sind. Besonders auffallend war aber bei diesen Versuchen die Tatsache, daß man durch Implantation von Ovarien in die männlichen Organismen eine mächtige Entfaltung von Mamma und Brustwarze hervorrufen konnte. Die Form, Gestaltung und Größe dieser Organe entsprach vollauf denjenigen der weiblichen Individuen. Auch das Skelett hatte weibliche Merkmale. Die ausgezeichnete Arbeit von Steinach (160) gibt auch



Fig. 84.



Fig. 84a.

Fig. 83. Hand eines normalen Frosches. Nach Meisenheimer (119).

Fig. 84. Hand eines Frosches, welcher vor 13 Monaten kastriert wurde. Nach Meisenheimer (119).

Fig. 84a. Hand eines männlichen Frosches, welcher vor 20 Monaten kastriert und vor ca. 1 Jahre mit Eierstockimplantation versehen wurde. Nach Meisenheimer (119).

das Material zu theoretischer Analyse, worauf ich weiter unten noch eingehen werde.

Die Experimente von C. E. WALKER (168), nach welchen die Injektion des Hodenextraktes vom Hahn in den Leib von jungen Hennen einen Einfluß auf sekundäre Geschlechtsmerkmale ausüben soll, hat sich in neuen diesbezüglichen Versuchen von SMITH (153) nicht bestätigt.

Die Geschlechtsdrüsen üben zweifellos einen bedeutsamen Einfluß auf mannigfaltige physiologische Eigenschaften des Organismus. Der Gesamtstoffwechsel des Organismus wird durch die Keimdrüsen beeinflußt. Es ist mehrfach beobachtet worden, daß zuweilen beim Manne, welchem die Keimdrüsen fortgenommen wurden, ein auffallendes Fettwerden eintritt. In anderen Fällen dagegen zeigt sich umgekehrt nach der Kastration eine ungewöhnliche Magerkeit. Es scheinen hier ethnologische Besonderheiten eine Rolle zu spielen (LOEWY, 111).

Systematisch wurden in dieser Hinsicht die Versuche von A. LOEWY und RICHTER (112, 113) an Hunden ausgeführt. Als Maßstab für den Gesamtstoffwechsel wurde hier der Sauerstoffverbrauch und die Kohlensäureausscheidung angenommen. Es ergab sich aus diesen Experimenten, daß der Stoffwechsel nach der Kastration eine Verminderung erfährt und zwar bei männlichen Individuen um ca. 14 Proz. des ursprünglichen Wertes. Die Zufuhr von Ovarien- oder Hodensubstanz, welche den Kastraten per os oder subkutan verabreicht wurde, konnte den herabgesetzten Stoffwechsel wieder erhöhen. Auch bei parasitischer Kastration soll bei *Inachus* der Stoffwechsel, besonders was die Fettsubstanzen betrifft, eine Aenderung erfahren (SMITH, 155).

Ein sehr wichtiges physiologisches sekundäres Geschlechtsmerkmal bildet zweifellos die Erscheinung des Geschlechtstriebes. Die Abhängigkeit dieses Charakters von der Geschlechtsdrüse werde ich noch in einem der späteren Kapitel näher besprechen.

Wenn ich jetzt nach der Darstellung die bisher bekannten Tatsachen theoretisch verwerten möchte, so glaube ich behaupten zu können, daß der Zusammenhang zwischen den Gonaden und den sekundären Geschlechtscharakteren bei höheren Tieren inniger ist als bei niederen Tierformen. Was die niederen Tiere betrifft, so scheint nach allem, was uns bekannt ist, keine direkte Beeinflussung der sekundären Geschlechtscharaktere durch die Gonaden feststellbar. Die in den Grundzügen von A. GIARD (66) skizzierte und dann von G. SMITH (151, 152) ausgearbeitete und ergänzte Hypothese scheint mit den meisten bei niederen Tieren bekannten Tatsachen in Einklang zu stehen [1]).

Nach dieser GIARD-SMITHschen Hypothese wäre sowohl die Entfaltung der primären als auch der sekundären Sexualcharaktere zunächst von einer nicht näher bekannten formativen sexuellen Substanz abhängig, deren Vorhandensein im Organismus die Versuchsergebnisse sehr wahrscheinlich machen. Diese Substanz kann entweder männlich oder weiblich oder hermaphroditisch sein und wäre in allen Organen, also auch in den Gonaden, verteilt. Diese Substanz wäre jedoch nicht als der einzige Faktor zu betrachten, von welchem der

1) Vgl. allerdings die von J. T. CUNNINGHAM (50) gegebene Kritik der SMITHschen Hypothese und die Replik von SMITH (152).

sexuelle Charakter und die ihn kennzeichnenden Merkmale abhängig wären. Es kommt hier außerdem noch die Differenzierung der Organismuszellen in Betracht, welche in gewissen Organen und Entwicklungsstadien einen verschiedenen Grad erreicht hat. Diese verschieden fixierte Differenzierung faßt G. Smith im Sinne E. B. Wilsons auf. Bei Annahme dieser Voraussetzungen wäre die Ausgestaltung der primären und der sekundären Geschlechtscharaktere von dem Resultat der Wirkung zweier Faktoren abhängig, und zwar der formativen Substanz, welche den ganzen Organismus in Anspruch nimmt, und der lokalen Differenzierung der betreffenden Keimareale.

Gegen diese Hypothese kann eingewendet werden, daß in den Fällen von Gynandromorphismus, das ist der Erscheinung, wo als Mißbildung an einer Seite des Körpers die männliche Geschlechtsdrüse und die männlichen sekundären Geschlechtsmerkmale, an der anderen die weibliche Gonade mit den weiblichen Geschlechtscharakteren auftritt, die Differenzierung der sekundären Geschlechtscharaktere der Art der Geschlechtsdrüse analog ist. Smith glaubt, daß in diesen Fällen die Annahme naheliegt, daß im ganzen Organismus die formative Substanz des Hermaphroditismus zirkuliert, daß jedoch diese Substanz in den beiden, verschieden cellulär differenzierten Körperhälften abweichende Resultate ergibt. Von T. H. Morgan und T. Boveri (33) wurde die Vermutung ausgesprochen, daß die Differenzierung der primären Blastomeren bereits verschieden ist. Es wäre ja denkbar, daß das Spermatozoon, von welchem bekanntlich die Geschlechtsdifferenzierung bei Insekten abhängt, nicht mit dem Eikern, sondern mit dem Kern einer der primären Furchungszellen kopuliert. Es wäre also hierin der Grund zu suchen, warum die beiden Hälften des künftigen Organismus in sexueller Hinsicht anders disponiert sind, und die Wirkung der formativen Substanzen andere Resultate ergibt.

Diese Hilfshypothese bedarf jedoch noch weiterer Begründung, bisher ist sie wirklich nur Hypothese.

Bei höheren Tieren liegt die Sache anders, und deshalb müssen die oben angeführten Ansichten auch eine entsprechende Modifikation erfahren. Bei höheren Tieren kommt der Geschlechtsdrüse größere Bedeutung für die Bildung der sekundären Geschlechtsmerkmale zu [1]).

Allerdings ist, wie bereits Herbst (76) mit Recht behauptet, für die Anlagebildung der in Rede stehenden Organe der Einfluß der Geschlechtsdrüsen nicht nötig; nur für die vollständige definitive Ausgestaltung der sekundären Geschlechtscharaktere ist das Vorhandensein der entsprechenden Keimdrüsen, und zwar in funktionierendem Zustande, unerläßlich.

Diese vor 12 Jahren ausgesprochene These von Herbst (76) hat auch im Lichte neuer Forschungen und neu entdeckter Tatsachen volle Berechtigung. Wir haben oben gesehen, daß die Anlage der sekundären Sexualcharaktere sich auch in Abwesenheit der Gonade

1) Bei Nichtbeachtung dieses Unterschiedes sind Mißverständnisse unvermeidlich, was z. B. aus der Polemik von Cunningham (50) mit Smith hervorgeht. Mir scheint es, daß der erstgenannte Autor der Gonade zu große Bedeutung zuschreibt, besonders wenn es sich um niedere Tierformen handelt.

bildet, die volle Entwicklung derselben hängt jedoch von der Genitaldrüse resp. von der Funktionsfähigkeit derselben ab.

Und nun drängt sich die Frage auf, ob die Drüsen einzelner Geschlechter spezifisch auf die definitive Ausgestaltung von weiblichen oder männlichen Geschlechtscharakteren wirken, oder ob die Gonade — sei sie nun weiblich oder männlich — die vorher angelegten Organe zur endgültigen Entfaltung bringt. Nach den oben besprochenen Versuchsresultaten von Steinach ist für die vollständige Ausbildung der Geschlechtscharaktere eine Spezifizität der Sexualdrüsen doch anzunehmen.

Wie wirkt aber diese Geschlechtsdrüse auf die Ausgestaltung der morphologischen sekundären Geschlechtscharaktere? Die Vermittlung des Nervensystems scheint hier ausgeschlossen zu sein; alles was wir aus den bisherigen Untersuchungen wissen, spricht für die Erscheinung der inneren Sekretion der Gonaden. Ich habe oben dem Ausspruch von Herbst zugestimmt, daß zur Ausgestaltung der sekundären Geschlechtscharaktere die Gonade im funktionierenden Zustand nötig ist. Nun handelt es sich bloß darum, welche Funktion man sich hier denken soll. Die sogenannte Geschlechts*drüse* als Organ, welches Geschlechtselemente produziert, ist eigentlich, wie bekannt, gar keine *Drüse*. Aber eben die modernen Untersuchungen drängen direkt dazu, die Gonaden doch als Drüsen anzusehen. In dieser Hinsicht muß nämlich die Tatsache beachtet werden, daß diese Organe Substanzen produzieren, welche oft auch formativen Einfluß ausüben können und ausüben. Besonders diejenigen Versuche, in welchen die durch Implantation eingeführten Gonaden formativ gewirkt haben, oder wo nach Injektion der betreffenden Substanzen sich ihr Einfluß bei der Ausgestaltung von Sexualorganen geäußert hat, sprechen entschieden dafür, daß man es hier mit einer chemischen, formativ wirkenden Substanz zu tun hat.

Die Hypothese von Giard-Smith erfährt demnach hierdurch eine Modifikation; es ist nämlich bei höheren Tieren die Produktion der formativen Substanz strenger lokalisiert, und zwar die zur definitiven Ausgestaltung der sekundären Geschlechtsmerkmale erforderliche Substanz, was ihre Produktion betrifft, auf die Gonade beschränkt. Die weitere Frage, die sich hier aufdrängt, betrifft die nähere Bezeichnung der Elemente der Gonade, welche an dieser inneren Sekretion teilnehmen. Es wäre nämlich interessant zu entscheiden, ob die Hormonenproduktion von echten spermatogenetischen Elementen besorgt wird, oder ob sie an andere Zellen in der Geschlechtsdrüse gebunden ist.

Rationelle Untersuchungen in dieser Beziehung wurden von Bouin und Ancel (21—30) durchgeführt. Schon in früheren Forschungen wurde man auf die sogenannten *interstitiellen* oder Leydigschen *Zwischenzellen* aufmerksam, und es wurden diese Elemente fast allgemein als trophische Zellen betrachtet. Die von Bouin und Ancel angestellten Untersuchungen haben jedoch den unzweifelhaften Beweis erbracht, daß man es hier mit einer interstitiellen Hodendrüse, „glande interstitielle du testicule“, zu tun hat. Die ganze innere Sekretion des Hodens wird eben durch diesen Teil der Gonade besorgt. In einer ganzen Reihe von ausgezeichneten Arbeiten haben die genannten Autoren nachgewiesen, daß die innere Sekretion von spermatogenetischen Elementen vollständig unabhängig ist. Der Be-

weis beruht auf der Feststellung, daß bei den kryptorchen Organismen (das ist bei Männchen, bei denen sich die Hoden nicht an der richtigen Stelle befinden), welche bekanntlich steril sind und keine spermatogenetischen Elemente in den dystopischen Gonaden enthalten, die interstitiellen Zellen sehr gut entwickelt sind. Diese Organismen zeigen auch absolut keine Merkmale der Kastraten; bei ihnen muß demnach die innere Sekretion regelmäßig stattfinden und sie zeigen auch vollständig entwickelten Geschlechtstrieb. Exstirpiert man bei einseitiger Kryptorchie den normalen Hoden, so wird das Tier steril, behält aber die sekundären Geschlechtsmerkmale. Wird das Vas deferens unterbunden, so sistiert die Spermatogenese, die Tiere verhalten sich aber dennoch wie kryptorche Organismen, sie erhalten vollauf ihre sekundären Geschlechtscharaktere. Nach Bouin und Ancel soll die interstitielle Drüse während des embryonalen Lebens die sekundären Sexualmerkmale in ihrer Entwicklung determinieren.

Nach den sehr interessanten, hier nur in kürzester Zusammenfassung angeführten Forschungen der genannten Verfasser, hat die interstitielle Drüse des Hodens eine zweifache Rolle: erstens eine lokale, welche in der Elaboration der nutritiven Produkte für spermatogenetische Elemente besteht, zweitens eine generelle, welche auf den ganzen Organismus Einfluß ausübt. Diese letztere beruht in der inneren Sekretion, von welcher die Ausgestaltung der sekundären Geschlechtsmerkmale und der Geschlechtstrieb abhängt.

Die weiteren Forschungen der genannten Autoren (29), welche in Injektion von Interstitialsubstanz bei kastrierten Meerschweinchen bestanden, wie auch in der Untersuchung von Tieren mit Degeneration oder Hypertrophie der Interstitialdrüse, bestätigten vollauf die früher besprochene Hypothese von Bouin und Ancel.

Biedel (18) bespricht in seinem ausgezeichneten neuen Werke die Beobachtungen aus der menschlichen Pathologie, die nach seiner Ansicht ebenfalls die Hypothese von Bouin und Ancel bestätigen.

5. Die Zeugungsfähigkeit und die akzessorischen Drüsen des männlichen Geschlechtsapparates.

Sehr mangelhaft sind unsere bisherigen Kenntnisse von der physiologischen Bedeutung der akzessorischen Drüsen des männlichen Geschlechtsapparates. Besonders bei niederen Tieren war bisher die Frage wenig erforscht [1]). Die an Wirbeltieren gemachten Experimente betreffen hauptsächlich die physiologische Bedeutung der Samenbläschen (Vesiculae seminales) und der Vorsteherdrüse (Prostata). Der die Erforschung des Problems des Geschlechtstriebes und Begattungsvermögens betreffende Teil dieser Versuche soll besonders in einem der späteren Kapitel besprochen werden. Hier möchte ich nur die Versuche berücksichtigen, welche die Zeugungsfähigkeit berühren. Genaue Untersuchungen in dieser Beziehung wurden von E. Steinach (157) angestellt. Dieser Autor ließ weiße Rattenweibchen von Männchen derselben Species, denen vorher die Samenbläschen exstirpiert worden waren, befruchten und überzeugte sich, daß die Zeugungs-

1) Bei *Helix pomatia* hat Camus (43) festgestellt, daß das Sekret der Eiweißdrüse agglutinierend auf die Spermatozoen wirkt. Es unterliegt nach meiner Meinung keinem Zweifel, daß die Eiweißdrüse bei diesen Hermaphroditen auch andere physiologische Bedeutung haben muß.

fähigkeit unter diesen Begattungsverhältnissen bedeutend herabgesetzt war. Aus den vier oder fünf Wurfperioden von acht Weibchen sollen nach STEINACHS (157) Angaben unter normalen Verhältnissen bei normaler Zeugungsfähigkeit mindestens 180 Junge geboren werden. Wenn man Männchen mit exstirpierten Samenbläschen zum Belegen von Weibchen verwendete, so wurden nur 19 Junge erzeugt. Da das Begattungsvermögen der Männchen durch die Operation nicht herabgesetzt wurde, so geht aus den Versuchen von E. STEINACH (157) unverkennbar hervor, „daß das Zeugungsvermögen infolge der Exstirpation der Glandulae vesiculares sehr tief gesunken ist“. Dieses Herabsetzen der Zeugungsfähigkeit zeichnet sich durch Resultatlosigkeit der weitaus überwiegenden Mehrheit der Wurfperioden und in der Verminderung der in einer Wurfperiode geborenen Anzahl von Jungen aus.

Die weiteren Versuche von E. STEINACH ergaben ferner, daß, wenn man außer den Vesiculae seminales dem Männchen auch die Prostata exstirpiert, das Zeugungsvermögen desselben damit völlig vernichtet wird. Der Einfluß, welchen die akzessorischen Drüsen des männlichen Geschlechtssystems auf das Zeugungsvermögen ausüben, scheint in der entsprechenden Beeinflussung der Spermatozoen zu bestehen, welche durch Vermischung mit dem Sekrete dieser Drüsen befruchtungstüchtig werden — sei es, daß diese Sekrete den Spermatozoen „das Nährmaterial bieten, und dadurch ihre Bewegungsfähigkeit länger erhalten; sei es, daß sie ihre Widerstandskraft gegen schädigende Einwirkungen vermehren, was namentlich bei Tieren mit saurem Vaginalschleim in Betracht käme; sei es endlich, daß sich auf die Samenfäden andere noch nicht erkannte, zur Funktion unerläßliche Einflüsse geltend machen.“

Nach E. IVANOFFS (79) neuen Beobachtungen kann das Sekret der Prostata und der Vesiculae seminales durch 0,5-proz. Lösungen von Na_2CO_3 und anderen Salzen ersetzt werden. Die Hauptrolle des Sekretes der akzessorischen Drüsen besteht im Verdünnen des Mediums der Spermatozoen, und speziell die des Prostatasekretes in der Lieferung von anscheinend fermentativen Substanzen, welche die Beweglichkeit der Spermatozoen anregen.

Bezüglich der Bedeutung des Prostatasaftes und anderer akzessorischen Drüsen wurden von G. WALKER Beobachtungen über den Einfluß dieser Flüssigkeit auf die Spermatozoenbewegung ausgeführt. WALKER (167) vermischte den Samen aus dem Hoden des Hundes mit den Sekreten der akzessorischen Drüsen und beobachtete die Beweglichkeit der Spermatozoen. Es ergab sich aus diesen Versuchen, daß die Beweglichkeit der Samenfäden sehr davon abhängig ist, ob die Flüssigkeit, in welcher die Untersuchung vorgenommen wird, dick- oder dünnflüssig ist. So konnte WALKER z. B. eine bedeutend lebhaftere Bewegung der Samenfäden in denjenigen Teilen des Samenleiters konstatieren, in denen dünnflüssiges Sperma vorhanden war. Er sah weiter, daß Samen aus dem Nebenhoden vermischt mit Prostatasekret eine lebhafte Bewegung zeigten, welche längere Zeit unvermindert fortdauerte. Da ein Gemisch von Samen aus dem Nebenhoden mit physiologischer Kochsalzlösung lebhafte Bewegung an denjenigen Stellen ergab, an welchen tatsächlich eine Mischung eingetreten war, und andere Teile des Präparates, an denen die Flüssigkeit noch dick, unverdünnt war, keine Bewegung zeigten, so

schließt G. Walker (167) daraus und aus den früher geschilderten Beobachtungen, daß der unmittelbare Anstoß zur Bewegung der Spermatozoen durch die Verdünnung des Hodensekretes gegeben wird, welche durch Vermischung mit dem Sekret der akzessorischen Drüsen des Geschlechtsapparates zustande kommt. Die Fortdauer der Bewegung längere Zeit hindurch ist jedoch nach Walker darauf zurückzuführen, „daß der Prostatasaft Stoffe enthält, welche entweder auf die Samenfäden erregend wirken oder Nährmaterial für sie sind".

Später wurde von französischen Autoren, von Camus und Gley (44—47) eine ganze Reihe genauer Untersuchungen angestellt, um die Natur der die Spermatozoen beeinflussenden Substanzen zu erforschen. Die Autoren experimentierten an Meerschweinchen und gelangten zu dem bereits aus den Arbeiten von Steinach (157) und Walker (167) bekannten Schluß, daß die Zeugungsfähigkeit in gewissem Maße von dem Sekret der akzessorischen Drüsen des Geschlechtsapparates abhängt. Nach diesen Autoren enthält das Sekret der akzessorischen Drüsen bei Nagern und manchen Insektivoren ein Ferment, welches die Gerinnung und Agglutination der im Sperma enthaltenen Substanzen hervorruft. Aus älteren Beobachtungen (Leuckart, Bischoff, 20) war bekannt, daß nach dem Coitus in der Scheide des Weibchens ein Teil des Spermas durch Gerinnung zu einem Pfropf wird und auf diese Weise das Abfließen des Samens verhindert. Nach Camus und Gley (45—47) beruht dieser Vorgang der Koagulation auf der Wirkung eines spezifischen Fermentes, welches von den Autoren als Vesiculase bezeichnet wird. Als Beweis für diese Anschauung wird die Tatsache angeführt, daß die wirksame Substanz des Prostatasekretes sich beim Austrocknen über Schwefelsäure und im Vakuum ebenso verhält, wie alle übrigen Fermente, daß sie nämlich trotz Austrocknung und nachfolgenden Erhitzens auf 100—140° ihre Wirksamkeit nicht verliert. In der langen Reihe von Mitteilungen über diesen Gegenstand finden wir sehr gründliche Untersuchungen über die Eigenschaften des von den akzessorischen Drüsen, von den Samenbläschen und der Prostata produzierten Sekretes.

Neben der die Gerinnung des Spermas bewirkenden Substanz ist in dem Prostatasaft nach den Beobachtungen von Camus und Gley (44) noch eine andere auf den Samenbläscheninhalt agglutinierend wirkende Substanz enthalten, doch ist bis jetzt die nähere Bedeutung dieser Eigenschaft für den Zeugungsvorgang noch nicht genauer erforscht.

Die neue Arbeit von Broesike (35) stützt sich auf keine Experimente, und die vom Verfasser geäußerten Ansichten über die Rolle einzelner akzessorischer Drüsen sind viel zu wenig begründet, als daß man sie als bewiesen annehmen könnte.

6. Bedingungen und Mechanismus der Spermaentleerung.

Die Bedingungen der Spermaentleerung wurden bei Pflanzen und wirbellosen Tieren nicht speziell untersucht. Es ist bekannt, daß geschlechtsreife Organismen den Samen entleeren und daß diese Entleerung oft in periodischen Abständen stattfindet. Hier und da finden sich in der Literatur Angaben, daß man die Spermaentleerung künstlich veranlassen kann. So hat z. B. Fujii (Bot. Magas. Tokyo,

Vol. 24) festgestellt, daß unter dem Einfluß des Leuchtgases gewisse Farnarten (*Isoetes*) zu intensiver Spermaentleerung veranlaßt werden können.

Bei Echiniden habe ich die Beobachtung gemacht, daß durch reichliches Begießen von *Arbacia pustulosa* mit Süßwasser die Tiere zur Geschlechtselemententleerung veranlaßt werden. Auch durch Halten der Echiniden in ungenügend durchlüfteten Aquarien kann die Entleerung der Geschlechtselemente herbeigeführt werden. Bei höheren Organismen und wahrscheinlich auch bei niederen hat die Geschlechtsreizung besondere Bedeutung für die Spermaentleerung.

Der Mechanismus der Spermaentleerung wurde bisher nur bei Wirbeltieren näher untersucht. Es wurde von mehreren Autoren festgestellt, daß die neu produzierten Spermatozoen unbeweglich sind und das Sperma passiv entleert werden muß. Die älteren Anschauungen gingen dahin, daß das Sperma durch peristaltische Bewegungen des Samenleiters befördert wird. Jedoch bereits L. Fick, welcher nach seinen Beobachtungen eine Peristaltik des Samenleiters beim Kaninchen annahm, gibt im Jahre 1856 an, daß beim Hunde keine peristaltischen Bewegungen des Samenleiters vorhanden sind, sondern daß die Entleerung des Spermas durch Verkürzung der Samenleiter erfolgt. Gründliche Untersuchungen auf diesem Gebiete hat neuerdings W. A. Nagel (127) durchgeführt. Dieser Autor experimentierte mit Kaninchen; der Samenleiter wurde bei dem Versuchstier bloßgelegt und entweder direkt oder durch Vermittlung des entsprechenden Nerven gereizt. Nagel untersuchte dabei die Reaktion des Samenleiters auf verschiedene Reize. Uns interessiert in erster Linie die Art der Kontraktion resp. der Spermaentleerung: „Die Austreibung erfolgt durch schnelle, kräftige Verkürzung des muskulösen Rohres, während höchst wahrscheinlich gleichzeitige Kontraktion der Ringmuskellage eine Erweiterung des Lumens verhindert, oder gar die lichte Weite des Samenleiters verkleinert. Da der Samenleiter in frischem Zustande sich schon bei schwacher Reizung mindestens bis auf die Hälfte seiner Länge verkürzt, muß auch der Binnenraum des Rohres sich mindestens auf die Hälfte vermindern."

Bei dem Prozeß der Ejakulation des Spermas drängt sich die Frage auf, wie der Abfluß des Samens in der Richtung nach der Blase verhindert wird. Von E. H. Weber wurde die Meinung ausgesprochen, daß während des Coitus der Colliculus seminalis stark anschwillt, und den Weg zur Harnblase abschließt. Diese Ansicht zieht G. Walker (167) auf Grund seiner Untersuchungen stark in Zweifel; er stellt gleichzeitig die Argumente zusammen, welche dafür sprechen, daß der äußere Sphincter der Harnblase (M. sphincter vesicae externus) den Weg zur Harnblase durch seine Kontraktion verlegt.

E. Geschlechtstätigkeit der weiblichen Individuen.

1. Die Bildung der weiblichen Geschlechtszellen, ihre morphologische Struktur.

a) Ovogenese.

Wie die Spermatozoen von männlichen Individuen, so werden die Eier von weiblichen produziert.

Bei den Einzelligen nehmen an der Konjugation ganze Individuen teil. Man muß jedoch beachten, daß Konjugation und Befruchtung verschiedene Vorgänge sind. Von den Protistenelementen, welche den Eiern gleichwertig sind, kann man in diesem Fall nicht reden, da man beachten muß, daß das Protozoenindividuum dem ganzen Organismus, nicht aber einer Zelle desselben entspricht. Als den Eiern gleichwertig erscheinen aber bei Protozoen diejenigen Elemente, welche durch besondere Umwandlungen und morphogenetische Vorgänge für die Sexualfunktion vorbereitet und angepaßt werden. Bei der Besprechung der Genese von männlichen Sexualelementen habe ich bereits darauf hingewiesen, daß diese Umwandlungen besonders in den Kernveränderungen nachweisbar sind. Die Zahl der Chromosomen und die absolute Chromatinmasse wird dabei auf die Hälfte reduziert. Diese Einrichtung hat zur Folge, daß sich nach der Kopulation der Kerne bei dem Befruchtungsprozeß das Chromatin im Furchungskerne nicht verdoppelt, sondern die in den Vorbereitungsstadien reduzierte Chromatinmenge zur Norm ergänzt wird. Die Prozesse der Reduktion wurden bei den Protozoen schon vielfach beobachtet und beschrieben; wir können uns hier mit den morphologischen Problemen nicht näher befassen, ich muß mich mit dem Hinweis auf die Werke von Lang (98), Calkins (42) und Doflein (52) begnügen, in denen die Spezialliteratur über diesen Gegenstand angegeben und kritisch besprochen wird. Aber außer den Reduktionsvorgängen, welche in den Phasen der Vorbereitung zur Geschlechtstätigkeit zwar nicht konstant, aber oft angetroffen werden, treten noch andere morphologische Differenzierungen auf, die sich in Größe, Gestaltsveränderungen und inneren Umwandlungen äußern. Auf die Beschreibung dieser Prozesse gehe ich hier nicht näher ein.

Bezüglich der Ovogenese bei mehrzelligen Tieren können hier ebenfalls nur die wichtigsten Punkte erwähnt werden; wegen aller weiteren Details verweise ich auf die ausgezeichnete Darstellung der Ovogenese bei den Wirbellosen im Lehrbuch von Korschelt und Heider (91). Eine gründliche und sehr eingehende von W. Waldeyer (166) abgefaßte Besprechung der Ovogenese der Wirbeltiere findet der Leser in O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte.

Bei den Metazoen unterscheiden die Embryologen die diffuse und lokalisierte Eibildung, je nachdem die Eier in dem ganzen Körpergewebe verteilt oder ausschließlich an bestimmten Stellen des Organismus lokalisiert sind. In der Zeit der Eibildung, mag nun diese diffus oder lokalisiert sein, lassen sich drei Perioden unterscheiden. In der ersten vermehren sich die generativen Elemente, so daß ihre Anzahl im Organismus zunimmt; in der darauffolgenden Wachstumsperiode erreichen die Eizellen ihre normale Größe und Ausbildung, worauf dann in der letzten Periode der Zeit der Reifung die Reduktionsprozesse und diejenigen Erscheinungen stattfinden, welche das Ei direkt zu dem Befruchtungsprozeß vorbereiten.

Die diffuse Eibildung kommt bei den Cölenteraten vor, und zwar wird sie bei gewissen Poriferen und Hydroidpolypen angetroffen. Die Elemente, welche verschiedene Entwicklungsstadien darstellen, zeichnen sich durch amöboide Bewegungen aus und haben die Fähigkeit, im Organismus von Stelle zu Stelle zu wandern. Fig. 85, welche der Arbeit von Jörgensen (80) entnommen wurde, zeigt verschiedene aufeinanderfolgende Stadien der Wanderung einer solchen Keimzelle der Ovogonie, welche sogar in Karyokinese begriffen ist und bei der Wanderung sich zwischen den Zellenschichten durchdrängt. Die Keimzellen bilden hier Ausläufer, Pseudopodien,

welche von verschiedener Gestalt sein können. Man unterscheidet z. B. faserförmige „Filipodien“, die sich aus kurzen aber breiten Ausläufern, „Lophopodien“, entwickeln (Fig. 86). Jedoch schon bei den Cölenteraten ist bei vielen Gruppen die lokalisierte Eibildung zu finden. So ist bei den anthozoen Scyphomedusen die Bildung der weiblichen Geschlechtselemente streng lokalisiert, so daß wir es hier mit den primitiven Gonaden oder Geschlechtsdrüsen, resp. Eierstöcken zu tun haben. Ganz primitiv gebaute Gonaden findet man z. B. bei den Anneliden. Sie bilden dort die



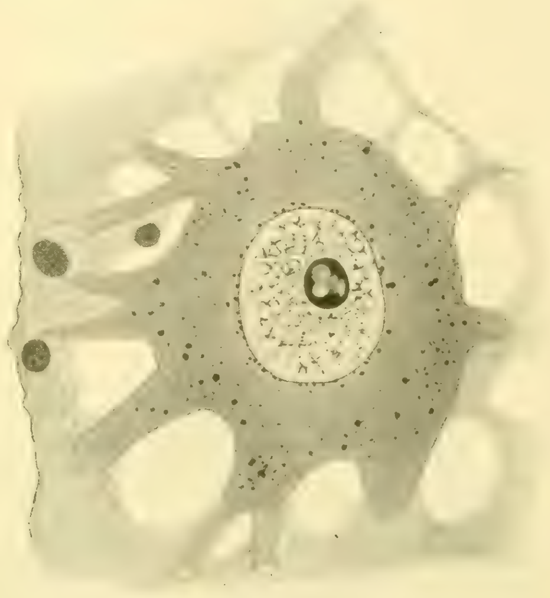


Fig. 85. Fig. 86.

Fig. 85. Die Wanderung einer in Karyokinese begriffenen Ovogonie und ihr Durchbruch durch die Schicht der Geißelzellen im Gewebe eines Schwammes aus der Syconengruppe. Nach JÖRGENSEN (80).

Fig. 86. Die Ovocyte eines Schwammes aus der Gruppe der Syconen im Momente der Ausbildung der plasmatischen Ausläufer. Die „Filipodien“ bilden sich aus breiten „Lophopodien“. Nach JÖRGENSEN (80).

Wucherungen des peritonealen Epithels, welche als lokale Verdickungen oder Haufen von auseinander gelagerten Zellen erscheinen. Die nächste Entwicklungsstufe der Gonaden bilden nach KORSCHELT und HEIDER (91) die Polychäten. Dort sind die angehäuften Keimzellen von einer Epithellamelle umschlossen und die ganze Gonade in einzelne Abschnitte gesondert. Bei Nematoden, Crustaceen, Insekten sind die Geschlechtsdrüsen tubenförmig gestreckt und für die Geschlechtsprodukte sind besondere Ausführgänge vorhanden.

Fig. 87 stellt ein Beispiel eines solchen Gonadentypus dar, welcher als sack- oder traubenförmiger Typus bezeichnet wird. Diese sack- oder traubenförmigen, aus einem oder mehreren Röhrchen bestehenden Gonaden werden von sogenannten „Flächengonaden“ unterschieden, welche kompakte Organe darstellen. Auf Fig. 88 ist die Gonade vom Flächentypus abgebildet. Die inneren Teile einer

solchen Geschlechtsdrüse sind gewöhnlich aus Bindegewebe, die äußeren dagegen aus epithelialem Keimgewebe zusammengesetzt. Die Keimgewebepartie ist nur durch bindegewebige Scheidewände in einzelne Partien gesondert. Bei höher organisierten Tieren, wie z. B. bei den Vertebraten, finden wir nur Flächengonaden.

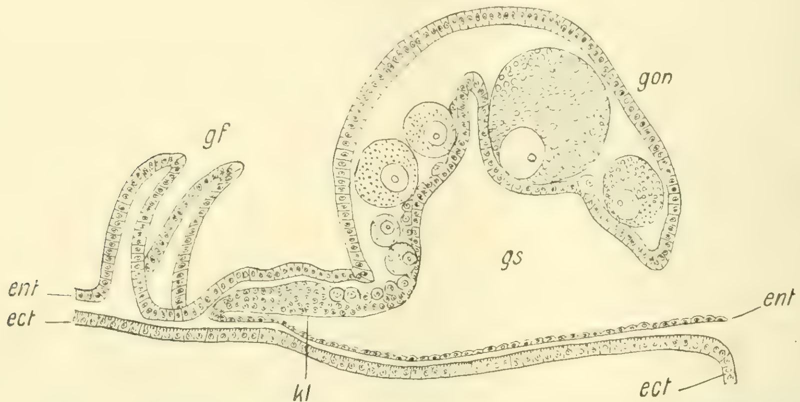


Fig. 87. Schnitt einer weiblichen Gonade von *Aurelia aurita*. *ect* Ektoderm, *ent* Entoderm, *gf* Gastralfilamente, *gon* Gonade (Ovarium), *gs* Genitalsinus, *kl* Keimlager. Nach Claus aus Korschelt und Heider (91).

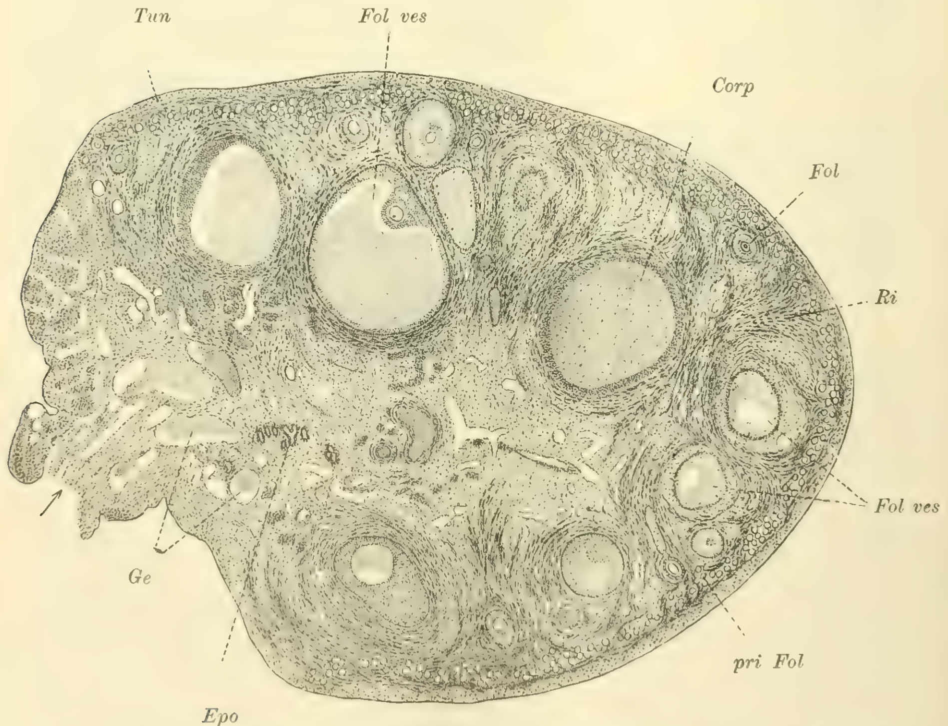


Fig. 88. Schnitt durch ein Ovarium von *Felis domestica*, *Tun* Tunica albuginea, das den Eierstock umhüllende Bindegewebe, *Ri* Bindegewebe der Rinde, *Ge* Gefäße der Marksubstanz, *Epo* Epoophoron (rudimentäres Organ), *pri Fol, Fol ves, Fol* verschiedene Bildungsstadien der Ovarialfollikel. *Corp* Corpus luteum. Nach K. C. Schneider (144 a).

In der Entwicklung der Eier haben wir drei Phasen zu unterscheiden. In der ersten Phase werden, wie eben erwähnt, die Keimelemente, welche später die Geschlechtszellen ergeben sollen, vermehrt. Die in Vermehrung begriffenen Zellen nennen wir Oogonien, von denen mehrere Generationen unterschieden werden können. Die Prozesse, welche diese oogenetische Phase auszeichnen, finden bei vielen Tiergruppen nur in bestimmten Lebensperioden statt. Bei den Säugetieren z. B. sind sie auf die Zeit des embryonalen Lebens beschränkt; die Elemente, welche sich im embryonalen Leben angelegt haben, reichen für die Geschlechtstätigkeit des ganzen Lebens aus. Bei den meisten Tiergruppen kann man eine stärkere Bildungstätigkeit in den Gonaden nur während der sogenannten Brunstzeit wahrnehmen, sodann kann die Gonade sogar in ihren wichtigsten Bestandteilen der Degeneration anheimfallen. Bei vielen Würmern, Echinodermaten, Tunicaten sind nur gewisse Monate im Jahre von der Keimzellvermehrung ausgeschlossen, bei anderen Formen wieder dauert die Vermehrung der Keimelemente das ganze Jahr hindurch fort. Von der Intensität der Vermehrungsperiode hängt selbstverständlich die Anzahl der von den Weibchen erzeugten Eier ab, und diese ist von der Individualität der Tierform abhängig. Es ist unmöglich, hier speziell die einzelnen Tiergruppen zu besprechen, denn die Mannigfaltigkeit ist hier so groß, daß oft zu einer und derselben Familie gehörende Tiere sich in dieser Hinsicht recht different verhalten.

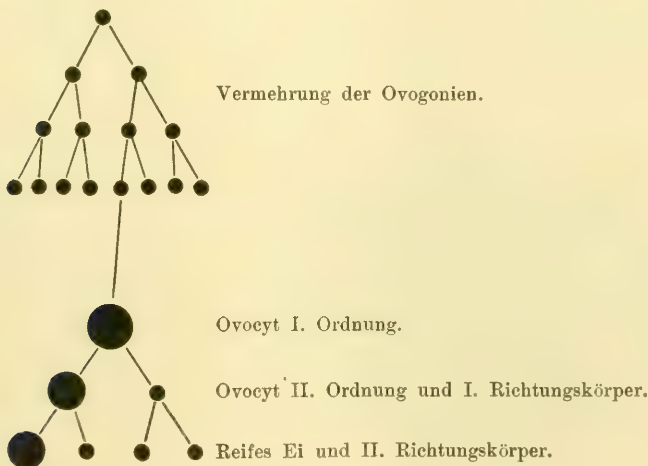


Fig. 89. Schema des Verlaufes der Ovogenese.

Die Wachstumsperiode ist der weiteren Vorbereitung der Keimzellen zur Geschlechtstätigkeit gewidmet. Die Elemente nehmen in dieser Zeit an Volumen zu und bereichern sich an Dottermaterial, welches zur Ernährung des künftigen Embryos dienen soll. Die Wachstumsprozesse spielen sich an den Deszendenten der Ovogonien ab. Wir haben nämlich bereits gesehen, daß die sich in der ersten Periode lebhaft vermehrenden Elemente als Ovogonien bezeichnet werden. Durch Teilung der Ovogonien der letzten Generation entstehen deren Deszendenten, die wir Ovocyten II. Ordnung nennen. Die Wachstumsprozesse betreffen eben diese Zellgeneration.

Die Dotterbildungsprozesse verlaufen im Eiplasma mit Beteiligung des Eikerns. Was die Rolle des Ooplasmas dabei betrifft, so soll sie nach H. Dubuison (58), welcher die Dotterbildung selbst untersuchte und eine ausführliche Literaturzusammenstellung dieses Gegenstandes gibt, entweder darauf beruhen, daß sich der Dotter spontan auf Kosten der im Ooplasma bereits bestehenden, granulösen Elemente

ausbildet, oder daß er sich aus dem Ooplasma in bestimmten Eiregionen differenziert. Da die Dotterbildungsprozesse mit den Assimilations- und Dissimilationsvorgängen in der Eizelle im innigsten Zusammenhang stehen, so ist es klar, daß auch dem Eikern eine Rolle bei der Dotterbildung zukommt. Positiv wurde diese Tatsache durch Beobachtungen von Van Bambeke (9 a), Korschelt (90) festgestellt. Nach den Untersuchungen von Van der Stricht (163) und Schockart (145) bei *Thysanozoon* soll der Nukleolus während der Dotterbildung aus dem Eikern auswandern und sich in Dotterkörner umwandeln. Dubuisson (53) kommt auf Grund seiner ausgedehnten Studien hinsichtlich der Dotterbildung zu folgenden Ergebnissen:

Die Dotterbildung beginnt im Ei erst in dem Moment, wo sowohl das Ooplasma wie auch der Eikern einen bestimmten Reifegrad erreicht haben. Diese Reifung beruht nach Dubuisson auf der Ausbildung einer bestimmten chemischen Zusammensetzung dieser Zellbestandteile. Dies schließt der Autor aus gewissen mikrochemischen Reaktionen. Der Dotter bildet sich in Form von konzentrischen Schichten an der Eiperipherie, infolgedessen sind die zentral gelegenen Dotterschichten jünger. Dazu muß bemerkt werden, daß diese These von Dubuisson (53) mit den neuesten experimentell durchgeführten Untersuchungen von Riddle (vgl. unten) nicht im Einklang steht. Nach Riddle (137) bilden sich nämlich die Dotterschichten durch Apposition, so daß die jüngsten am meisten peripher liegen. Was die Rolle des Kernes bei Dotterbildung anbelangt, so soll der Kern nach Dubuisson (53) regulatorisch das Tempo der Dotterbildung beeinflussen und zwar hauptsächlich retardierend wirken.

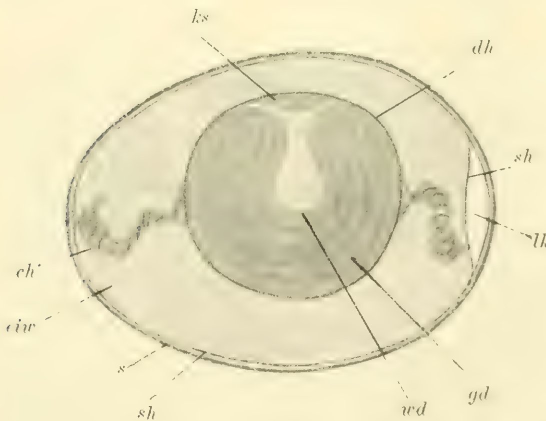


Fig. 90. Längsdurchschnitt des Hühnereies in etwas schematisierter Darstellung. *ch* Hagelschnüre (Chalazen), *dh* Dotterhaut, *eiw* Eiweiß, *gd* gelber Dotter, *ks* Scheibe mit Keimplasma, *lk* Luftkammer, *s* Schale, *sh* Schalenhaut und Eiweißhülle, *wd* weißer Dotter. Nach Korschelt und Heider (91).

Die Quantität des ausgebildeten Dotters hängt hauptsächlich von der untersuchten Species ab und scheint an die Bedingungen, unter denen der Embryo am Anfang der Entwicklung lebt, angepaßt zu sein. In der Wachstumsperiode erhalten die weiblichen Geschlechtselemente zum Teil eine Eihülle, die übrigen werden erst während oder erst nach vollzogener Befruchtung gebildet. Die im Eierstock gebildeten Eihüllen bezeichnet man als primäre oder sekundäre, je nachdem sie vom Ei selbst, oder von den das Ei umgebenden Zellen gebildet werden. Wird sie erst im Ausführungsgang von den Eileiterzellen ausgeschieden, so nennt man sie tertiäre Eihülle. Die Eier vieler Tierformen sind von mehr als einer tertiären Eihülle umgeben. Ein Beispiel dafür kann die Organisation des Vogeleies liefern (Fig. 90). Die Eizelle ist hier an Dottersubstanzen sehr reich, so daß diese eine große Kugel bilden. Man kann den gelben Dotter von dem weißen unterscheiden. Der letztere liegt unter der sogenannten Keimscheibe (Fig. 90 *ks*) und ist außerdem in konzentrischen Schichten

zwischen den dickeren Schichten des gelben Dotters angeordnet. Das eigentliche Protoplasma bildet eine kleine dünne Scheibe, in welcher der Kern liegt. Die Dotterkugel mit dem Protoplasma ist von einer dünnen, größtenteils im Eierstock gebildeten Hülle umgeben, Dotterhaut; die außerhalb derselben liegenden Hüllen, wie Eiweiß, Eiweißhülle, Schalenhaut und Schale sind alles tertiäre von den Zellen des Eileiters produzierte Hüllen. Zwischen der Eiweißhülle und der Schalenhaut ist am stumpfen Eipol eine Luftkammer (*lk*) wahrnehmbar. Die sogenannten Hagelschnüre (*ch*), welche sich durch die Eiweißschicht hinziehen, bestehen aus verdichtetem, faserig strukturiertem Eiweiß.

Die physiologische Bedeutung der Eihüllen ist von zweierlei Art: sie bilden die Schutzvorrichtung des Eies, und gewisse Eihüllen, besonders die tertiäre, können auch die Bedeutung des Nährmaterials haben. Die Gallerthülle in den Amphibieneiern, die Eiweißschicht im Vogelei, welche von den Eileiterzellen geliefert werden, vermögen zur Ernährung des sich aus dem Ei entwickelnden Keimes beizutragen.

Das dritte Entwicklungsstadium, d. i. die Reifungsperiode der Eier, findet schon an den Elementen statt, welche ihre Gattungsform bereits angenommen haben und die definitive Quantität des Dottermaterials enthalten. Wir haben bereits gesehen, daß diese Generation der Keimelemente als Ovocyten I. Ordnung bezeichnet wird (vgl. Fig. 89). Die Reifungsperiode tritt an den Ovocyten I. Ordnung auf, und zwar entweder noch in den Gonaden, wie z. B. bei den Echiniden oder einige Stunden nach der Entleerung der Ovocyten in das umgebende Wasser (z. B. Seesternen), oder endlich erst, nachdem das Spermatozoon in die Ovocyte eingedrungen ist. Der letzte Fall wird am häufigsten angetroffen, z. B. bei Cölenteraten, Würmern, Tunicaten, Mollusken, Arthropoden und Vertebraten. Das Eindringen des Spermatozoons muß als Reifung auslösendes Moment aufgefaßt werden. Hier wollen wir den Reifungsprozeß nur von der morphologischen Seite kurz darstellen. Er besteht nämlich aus zwei aufeinander folgenden Zellteilungen, welche sich jedoch von den gewöhnlichen Teilungen schon äußerlich unterscheiden, da die Teilungsderivate untereinander hinsichtlich ihrer Größe recht verschieden sind. Die Reifungsteilungen verlaufen nämlich in den weiblichen Keimzellen stets im Gegensatz zu allen anderen Zellteilungen derart, daß die Teilungsebene nicht in dem Aequator oder in seiner Nähe, sondern sich nahe an der Zellperipherie anlegt. Die erste Teilung betrifft die Ovocyte I. Ordnung. Aus dieser Teilung resultieren zwei ungleich große Tochterelemente, und zwar ein großes Element, die Ovocyte II. Ordnung, und ein kleines, das sogenannte I. Pol- oder Richtungskörperchen, welches mit der Ovocyte II. Ordnung bezüglich seiner Kernbestandteile gleichwertig ist.

Fig. 91 stellt die Ovocyte I. Ordnung von *Strongylocentrotus lividus* dar. Das Element ist von einer gallertartigen Hülle umgeben. An einem Pol ist in der Hülle ein Kanal wahrnehmbar. Fig. 92, welche ebenfalls der Arbeit von BOVERI (34) entnommen ist, gibt die Derivate der ersten Reifungsteilung, also die Ovocyte II. Ordnung und das I. Richtungskörperchen wieder.

Die Ovocyte II. Ordnung teilt sich bald wieder, ohne daß ihr Kern in ein Ruhestadium einträte (Fig. 93) und ergibt ein reifes Ei und ein zweites Polkörperchen, welche sich voneinander wieder durch ihre Größe unterscheiden (Fig. 94).

Die Art und Weise, auf welche die Reduktion der Chromosomenanzahl zustande kommt, werde ich hier nicht näher besprechen; es genügt, auf das Prinzip hinzuweisen: bei gewöhnlichen Mitosen erfolgt bekanntlich die Längsspaltung einzelner Chromosomen, so daß die Tochterzellen die gleiche Chromosomenzahl enthalten wie die Mutterzelle. Während einer der Reifungsteilungen bleibt die Chromosomenspaltung aus; es teilt sich nicht jedes einzelne Chromosom, sondern die ganze Chromosomengruppe zerfällt in zwei Gruppen, so daß in jede Tochterzelle nur die

Hälfte der Chromosomen gelangt. Auf diese Weise wird die Chromosomenzahl reduziert.

Nun drängt sich die Frage nach der in dem Kern der Keimzelle noch enthaltenen absoluten Chromatinmenge nach vollzogener Reifung auf. Nach jeder gewöhnlichen Mitose wird bekanntlich im Ruhestadium des Tochterkernes die durch Halbierung der Chromosomen bewirkte Verminderung des Chromatins ausgeglichen. Bei der ersten Reifungsteilung hat keine Längsspaltung der Chromosomen stattgefunden; die Chromosomenzahl in den Tochterzellen wurde reduziert; träte jedoch der Tochterkern der Ovocyte II. Ordnung in das Ruhestadium, so würde das reife Ei zwar die reduzierte Chromosomenzahl enthalten, es müßte jedoch in jedem Chromosom die doppelte Menge von Chromatinmasse enthalten sein, und dann käme es nicht zur Reduktion der absoluten Chromatinquantität. Nun kommt aber die Einrichtung zu Hilfe, daß zwischen der ersten und zweiten Reifungsteilung kein Ruhestadium eingeschoben ist. Die Chromosomengruppe, welche aus der ersten Reifungsteilung herstammt, geht direkt in Mitose über. In Anbetracht dessen wird auch die absolute Chromatinmasse, nicht nur die Chromosomenanzahl auf die Hälfte reduziert.

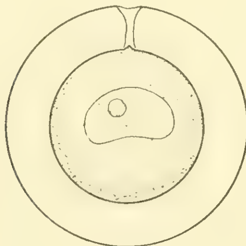


Fig. 91.

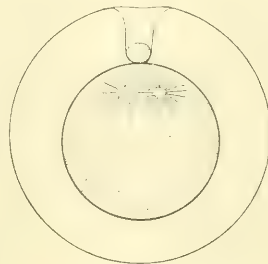


Fig. 92.

Fig. 91. Ovocyte I. Ordnung von *Strongylocentrotus lividus* unmittelbar vor der Reifungsteilung. Nach Th. Boveri (34).

Fig. 92. Die Derivate der vollzogenen I. Reifungsteilung: Ovocyte II. Ordnung und I. Richtungskörperchen. Nach Th. Boveri (34).

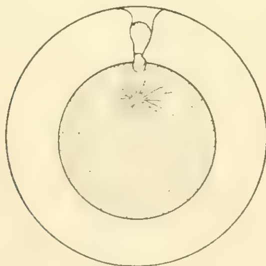


Fig. 93.

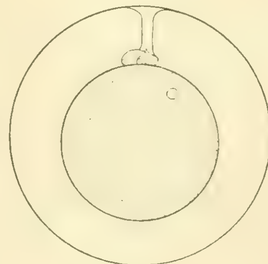


Fig. 94.

Fig. 93 u. 94. Die Bildung des reifen Eies und zweiten Richtungskörperchens. Nach Th. Boveri (34).

Die Chromatinreduktion, welche während der Reifung des Eies stattfindet, unterscheidet die Teilungen dieser Periode von allen übrigen Zellteilungen. Wir werden weiter unten erfahren, daß die Anzahl der stattgefundenen Kernteilungen gleichzeitig die Intensität der Transformation des Protoplasmas in Kernsubstanz dokumentiert. Nur die Reifungsteilungen allein werden von diesem Prozeß nicht begleitet.

Aber außer der Chromatinreduktion, welche den Kern der Keimzelle betrifft, spielen sich sicher im Protoplasma gewisse für die Physiologie der Ontogenese äußerst wichtige Prozesse ab. Es ist z. B. aus der grundlegenden Arbeit von T. BOVERI bekannt, daß im Ei von *Strongylocentrotus lividus* eben während der Reifung die polare Organisation der Eistruktur erfolgt. Das läßt sich am besten an der Pigmentdislokation in der Ovocyte und im reifen Ei erkennen. Fig. 91 stellt die Ovocyte I. Ordnung dar, in welcher das orangefarbige Pigment ungefähr gleichmäßig im Protoplasma verteilt ist. Aus dem in Fig. 95 abgebildeten reifen Ei ist dagegen ersichtlich, daß sich dieses Pigment in einer Schicht angehäuft hat, so daß sich dadurch die Polarität des Eies kenntlich macht.

Dieser Prozeß der „plasmatischen Reifung" vollzieht sich erst nach der Ausstoßung der beiden Polkörperchen, also nach der Kernsubstanzreduktion, was aus dem Vergleich der Figg. 94 und 95 ersichtlich ist.

Außer diesen äußerlich wahrnehmbaren Veränderungen müssen auch andere stattfinden, welche physiologisch wichtig sind und sich aus der veränderten Beschaffenheit der Eizelle erschließen lassen. Auf die diese physiologischen Eigenschaften der Zelle betreffenden Untersuchungen werden wir noch weiter unten zu sprechen kommen.

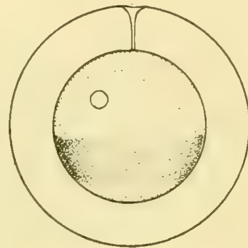


Fig. 95. Das reife Ei von *Strongylocentrotus*. Plasmatisches Pigment in einer Schicht gesammelt. Nach T. BOVERI (34).

b) Morphologie des Eies.

Nachdem wir jetzt die Prozesse der Eibildung, welche als Ovogenese bezeichnet werden, kennen gelernt haben, können wir noch kurz die Eistruktur charakterisieren. Das Ei stellt bei allen Tiergruppen eine einzige Zelle dar, in welcher sich alle elementaren Zellbestandteile nachweisen lassen.

Die Größe der Eizelle ist recht verschieden und hängt von der Quantität des im Ei angesammelten Dottermaterials ab. Bei manchen Tierformen sind die Eier mikroskopisch klein (bei gewissen Würmern, Mollusken, bei Säugetieren usw.), bei anderen dagegen können sie eine beträchtliche Größe erreichen. Die größten Eier finden wir bei den Vögeln. Aber auch in einer und derselben Tierform begegnen wir Eiern von sehr verschiedener Größe. Ein solcher Dimorphismus in der Eigröße wurde z. B. bei den Archianneliden beobachtet (Fig. 96).

Wie in jeder Zelle kann man auch im Ei den Kern und ein Plasma, das Ooplasma, unterscheiden, in gewissen Eitypen wurde auch ein Eizentrosom wahrgenommen.

Im Ooplasma unterscheidet man das Proto- und Deutoplasma, welch letzteres aus Nähr- und Reservematerial besteht. Wie bei der Beschreibung der Dotterbildung erwähnt wurde, hängt die Quantität des im Ei gebildeten Dotters von der untersuchten Species ab. Die Verteilung des Dotters im Ei ist ebenfalls recht verschieden. Diese Dottergruppierung im Ei bildet die Grundlage zur Unterscheidung verschiedener Eitypen, wie alecithale, in welchen die Dottermenge äußerst gering ist, oligolecithale, wo sie gering aber doch größer als in der ersten Kategorie ist und polylecithale, d. h. dotterreiche Eier. Nach der Dotterverteilung werden unterschieden die isolecithalen Eier, d. i. die Elemente, in welchen die Dottersubstanz gleichmäßig verteilt, die telolecithalen (Reptilien, Vögel u. a.), in welchen der Dotter nur an einem Pole lokalisiert ist, die zentrolecithalen (Insekten), wenn

er sich im Eizentrum befindet. Der Dotter ist in gewissen Eiern (z. B. Eier der Spinner) in Form eines sogenannten Dotterkerns verdichtet angehäuft.

Der Dotter tritt im Ei entweder in kleinen Körnchen oder in großen Dotterballen, Dotterschalen, auf und erscheint hier und da durch die Lamellen des Protoplasmas in einzelne Schichten geordnet, wie wir das z. B. im Vogel- (Fig. 90) oder Reptilienei sehen.

Im Ooplasma ist stets ein Kern wahrnehmbar, auch Keimfleckchen genannt und darin oft ein beträchtlicherer Nucleolus (vgl. Fig. 97), wie er z. B. bei *Myzostoma glabrum* von v. Kostanecki beschrieben wurde.

Das Ei ist in der Mehrzahl der Fälle von Eihüllen umgeben. Diese werden teils in der Wachstumsperiode, teils während der Reifung in vielen Fällen wieder (Vögel, Reptilien) nach der Befruchtung gebildet. Die Morphologie und die physiologischen Eigenschaften derselben wurden bereits oben (p. 618 u. 619) besprochen.

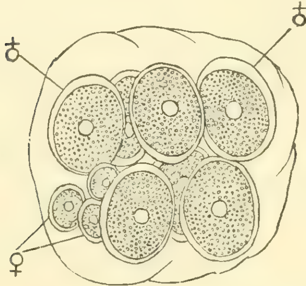


Fig. 96.

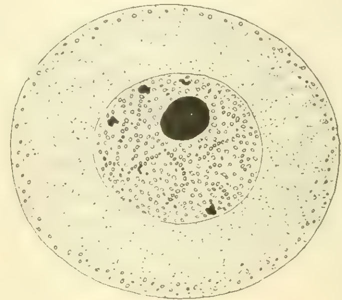


Fig. 97.

Fig. 96. Die in einem Kokon abgelagerten Eier von *Dinophilus apatris* mit größeren, Weibchen ergebenden und kleineren sich zu Männchen entwickelnden Eiern. Nach Korschelt aus Korschelt und Heider (91).

Fig. 97. Das Ei von *Myzostoma glabrum* mit großem Nucleolus. Nach v. Kostanecki (96).

c) Degenerationsprozesse im Eierstock.

Die Anzahl der Eier, welche im Eierstock gebildet werden, ist in der Regel größer als diejenige, welche im Geschlechtsleben, resp. in der gegebenen Periode des Geschlechtslebens verbraucht werden kann. Infolgedessen tritt am Ende der Geschlechtsperiode die Degenerationsphase ein und oft fällt eine beträchtliche Anzahl der Eier den Degenerationsprozessen anheim. Untersucht man z. B. den Eierstock einer Henne in der Winterperiode, in welcher die Eier nicht abgelegt werden, so können dort zahlreiche in Resorption begriffene Eier beobachtet werden.

Der Verlauf dieser Degenerationsprozesse wurde sowohl bei der physiologischen Degeneration als auch bei den Degenerationen, welche künstlich in Eierstöcken hervorgerufen worden sind, untersucht. Ausgedehnte Studien in dieser Beziehung verdanken wir H. Dubuisson (53), welcher in seiner Arbeit auch die ganze diesbezügliche Literatur zusammenstellt. Aus den Literaturangaben geht übereinstimmend hervor, daß dieser Degeneration der Eier phagocytäre Prozesse zugrunde liegen. Um die degenerierenden Eier sammeln sich nämlich die epithelialen Zellen des betreffenden Eierstockfollikels, die immer dichtere Schichten bilden und bald ihre absorbierende Tätigkeit dem Eiprotoplasma gegenüber entfalten.

Anhangsweise möchte ich noch erwähnen, daß die Degeneration nicht nur am Schlusse des Geschlechtslebens, resp. der Geschlechtssaison auftritt, sondern auch durch äußere Faktoren veranlaßt werden kann. Schlechte Ernährungsbedingungen, parasitäre Einflüsse, Injektion von verschiedenen Substanzen in die Eierstöcke (PFISTER, 134), Einführung von Fremdkörpern in die Ovarien (L. LOEB, 105) bei Meerschweinchen: das sind alles Faktoren, welche die Degeneration der noch im Eierstock vorhandenen Geschlechtselemente herbeiführen können. Der Verlauf dieser künstlich hervorgerufenen Degeneration entspricht ungefähr den Erscheinungen der physiologischen Degeneration.

d) Die osmotischen Verhältnisse während der Eibildung, das Tempo der Dotterbildung im wachsenden Ei.

Die osmotischen Verhältnisse während der Eibildung hat neuerlich BIAŁASZEWICZ (16, 17) untersucht. Seine Studien betreffen die Vögel- und Amphibieneier. BIAŁASZEWICZ hat mit Hilfe der Bestimmung der Gefrierpunktserniedrigung festgestellt, daß junge im Wachstum begriffene ovariale Hühnereier sich dem Blute der Henne gegenüber isotonisch verhalten, während die ausgewachsene Eizelle eine etwas geringere osmotische Konzentration als das Blut zeigt. Das dauert jedoch nur während des Aufenthaltes des Eies im Eierstock. Im Eileiter umgibt sich das Ei mit der Eiweißschichte. Im Vergleich mit dem Eiweiß ist der Dotter des Hühnereies hypertonisch. Von dem Augenblick an, wo sich die Dotterkugel von dem Eierstock loslöst und sich in ihrer Wanderung durch den Eileiter in den oberen Partien desselben mit einer Eiweißschicht umgibt, bis in die ersten Bruttage hinein nimmt der osmotische Druck im Dotter beständig ab[1]).

Der osmotische Druck in den Froscheiern vor ihrer Loslösung vom Ovarium ist ähnlich wie beim Huhn, etwas kleiner als der Druck im Blute erwachsener Tiere. Diese Befunde von BIAŁASZEWICZ (16, 17) für das wachsende Ei sind sehr wichtig in Anbetracht der Resorptionserscheinungen, welche während des Wachstums des Eies im Eierstock aus dem Blut stattfinden müssen. Die chemischen Untersuchungen von RIDDLE (137) harmonieren ganz gut mit diesen Untersuchungsresultaten.

Neuerdings hat nämlich RIDDLE (137) gründliche Untersuchungen mit Hilfe physiologischer Methoden angestellt, welche den Prozeß des Eiwachstums aufklären. Es handelt sich dabei selbstverständlich um Eidotterbildung, denn auf diesen Prozeß muß die Volumenzunahme der Eier hauptsächlich zurückgeführt werden. RIDDLE (137) stützte sich bei seinen Untersuchungen auf die von HENRIQUES und HANSEN (75) festgestellte Tatsache, daß die Fettsäuren der im Futter verabreichten Fettsubstanzen aus dem Blute in die Eier gelangen. Diese Fettsubstanzen der Nahrung wurden vor der Verabreichung an die Hühner mit Sudan III behandelt. Das Ei wächst durch Apposition der konzentrischen Schichten. Diejenigen Schichten, welche nach Experimentalfütterung gebildet wurden, enthielten das Sudanpigment. Wurden diese Fütterungen in bekannten

1) BIAŁASZEWICZ hat auch den osmotischen Druck im Laufe der Entwicklung der Frosch- und Huhnembryonen untersucht. Auf diesen Teil seiner interessanten Arbeit kann ich hier bei Besprechung der Eierbildung nicht eingehen.

Zeitabständen vorgenommen, so konnte auch die Dicke der zwischen zwei aufeinander folgenden Fütterungen abgelegten Schicht sehr leicht gemessen werden. Auf Grund dieser Untersuchungen hat Riddle (137) nachgewiesen, daß die Eier von 6 mm Radius ungefähr um 2 mm in je 24 Stunden wachsen. Interessant ist auch die von Riddle festgestellte Tatsache, daß der sogenannte weiße Dotter in den 4 letzten Stunden der Nacht gebildet, dagegen in allen übrigen Stunden nur der gelbe Dotter produziert wird.

Die Untersuchungen von Riddle sprechen auch dagegen, daß der Kern bei Hühnereiern als Vermittlungsorgan bei der Dotterbildung fungiert.

2. Die chemische Zusammensetzung des Eies.

Die bisher über die chemische Zusammensetzung der Eier ausgeführten Untersuchungen betreffen hauptsächlich Eier von verhältnismäßig beträchtlichem Volumen; es ist also einleuchtend, daß der Eidotter den größten Teil des analysierten Materials bildet. Wenn wir also auf Grund der bisherigen Forschungen über die chemische Zusammensetzung z. B. des Hühnereies hinreichend orientiert sind, so können unsere Kenntnisse bezüglich der niederen Tiere, resp. der höheren, welche ganz kleine Eier produzieren, als recht dürftig bezeichnet werden.

Als Beispiel wähle ich das Hühnerei. Bekanntlich besteht es aus dem Protoplasma, welches scheibenförmig an der Gelboberfläche gesammelt ist und dem Dotter, in welchem der weiße und der gelbe Dotter unterschieden wird. Aus den von L. Liebermann (100) am Protoplasma und dem weißen Dotter durchgeführten analytischen Untersuchungen geht hervor, daß in der nach Verbrennung der Keimscheibe zurückbleibenden Asche Kalium und Phosphor enthalten ist. Weitere Untersuchungen ergaben, daß die Keimscheibe „größtenteils aus eiweißartigen, wahrscheinlich Globulinen zugehörigen Körpern“ besteht.

Was den Dotter betrifft, so wurde schon gegen Mitte des vorigen Jahrhunderts die Analyse der organischen Substanz von Parke (131) und die der Salze von Polleck vorgenommen. Diese Analysen ergaben:

in 100 Teilen des Dotters		in 100 Teilen der Asche	
Wasser	47,2	Natron	5,1
Eiweißstoffe	15,6	Kali	8,9
Aetherextrakt	31,4	Kalk	12,2
Alkoholextrakt	4,8	Magnesia	2,1
Salze	1,0	Eisenoxyd	1,5
		freie Phosphorsäure	5,7
		Phosphorsäure	63,8

In einer soeben erschienenen Arbeit von O. Riddle (137) wurden Analysen des Hühnereidotters noch einmal ausgeführt. Riddle berücksichtigte dabei auch die Veränderungen, welche sich bei Resorption der Eier im Eierstock und während der Inkubation zeigen. Außerdem hat Riddle auch die Unterschiede zwischen der chemischen Zusammensetzung des gelben und weißen Eidotters nachgewiesen. Die Resultate von Riddle stelle ich in der nachfolgenden Tabelle zusammen:

	Wasser	Fett	Phosphatide	Extrakt. Substanzen	Proteine
Frischer gelber Eidotter	47,8	49,2	20,9	0,6	28,8
Im Eierstock resorbiertes Ei	63,2	45,7	15,3	2,0	35,2
Eidotter am 18. Inkubationstage	49,2	40,7	15,9	2,4	38,7
Weißer Eidotter	88,1	36,8	11,1	3,4	43,5

Aus dieser Zusammenstellung ergeben sich sehr interessante Tatsachen. Zuerst fällt beim Vergleich der oben angeführten Ziffern sofort auf, daß der weiße Dotter mehr Wasser und Proteine und extraktive Bestandteile enthält als der gelbe, dagegen ist er ärmer an Fettsubstanzen und Phosphatiden. Findet aber die Resorption des gelben Dotters statt, mag dies im Eierstock oder bei der Inkubation geschehen, so nähert sich die Zusammensetzung des gelben Eidotters derjenigen des weißen.

Die fettartigen Stoffe des Eidotters wurden genauer wieder von LIEBERMANN (100) untersucht. Es ergab sich, daß im Dotter feste und flüssige Fette enthalten sind. Das feste Fett läßt, aus Alkohol umkristallisiert, unter dem Mikroskope lange, häufig gewundene Nadeln erkennen, wie ein Gemenge von Stearin und Palmitin. Nach dem Schmelzpunkte (60° C) konnte LIEBERMANN das letztere als Tripalmitin ansprechen. Die Verseifung des Eiöles ergab in 93,25 Teilen: 40 Oelsäure, 38,04 Palmitinsäure, 15,2 Stearinsäure.

Was die Bildung der fettartigen Stoffe im Eidotter betrifft, so bleibt sie im Zusammenhang mit der Tätigkeit der Enzyme, und zwar der Lipasen. Daß die Lipasen reversibel, d. h. sowohl synthetisch wie auch analytisch wirken können, ist aus den Untersuchungen von KASTLE und LOEVENHARDT (82) bereits bekannt. WOHLGEMUTH (169) wies das Vorhandensein der Lipasen im Hühnereidotter nach. Aus den Arbeiten von HENRIQUES und HANSEN (75) wissen wir, daß die in der Nahrung vom Organismus eingeführten Fette bei der Bildung des Eidotters eine Rolle spielen. Sie werden jedoch nicht direkt als Fette in das Ei eingebracht, sondern vorher in Alkohol und entsprechende Fettsäure gespalten und werden erst aus diesen Komponenten, wie aus den Untersuchungen von HENRIQUES und HANSEN (75), wie auch aus einer neuen Arbeit von RIDDLE (137) erhellt, im Innern des Eies wieder synthesiert. Zur Durchführung dieser Synthese dienen die im Ei enthaltenen Lipasen. Unter dem Einfluß dieser Fermentengruppe erfolgt gegebenen Falls auch der umgekehrte Prozeß, nämlich der Vorgang der Resorption, welche sich, wie oben erwähnt wurde, entweder während der Inkubation oder im Eierstock zu gewissen Zeiten vollzieht.

Fig. 98 veranschaulicht in schematischer Weise die Veränderungen, welche in der Bildung der Fettsubstanzen im Eierstock stattfinden. Dieses Diagramm ist der Arbeit von RIDDLE (137) entnommen. Die Zone A entspricht der Periode des intensivsten Wachstums der Eier. In dieser Periode vollzieht sich also die Synthese der Fettsubstanzen. Die Zone B veranschaulicht die Periode des Metabolismus, Zone C die Periode der Resorption der gebildeten Fettsubstanzen.

Durch neuere Untersuchungen wurde nachgewiesen, daß im Dotter einen ansehnlichen Teil der organischen Substanz das sogenannte Ovovitellin bildet. Diese Substanz besteht aus Nukleoalbumin (Vitellin), welches mit dem Lecithin chemisch verbunden ist. Dieses kann mit siedendem Alkohol entfernt werden. Von BUNGE (39)

wurde durch Verdauung mit Magensaft ein Pseudonukleïn erhalten, welchem eine Bedeutung für die Blutbildung zukommen soll. Es wurde von Bunge als Hämatogen bezeichnet.

Außer den oben erwähnten Substanzen ist im Eidotter noch ein Farbstoff, Luteïn oder Lipochrom enthalten, welcher, wie durch Untersuchungen von Schunck (146) dargetan wurde, mit den in Pflanzenzellen vorkommenden Farbstoffen der Xantophilgruppe verwandt ist.

Außer dem im Hühnerei vorkommenden Luteïn wurden auch andere Farbstoffe in dem Eidotter anderer Tiere gefunden. So entdeckte z. B. Mally (115) bei *Maja squinado* zwei eisenfreie Farbstoffe, einen roten, Vitellorubin und einen gelben, Vitelloluteïn.

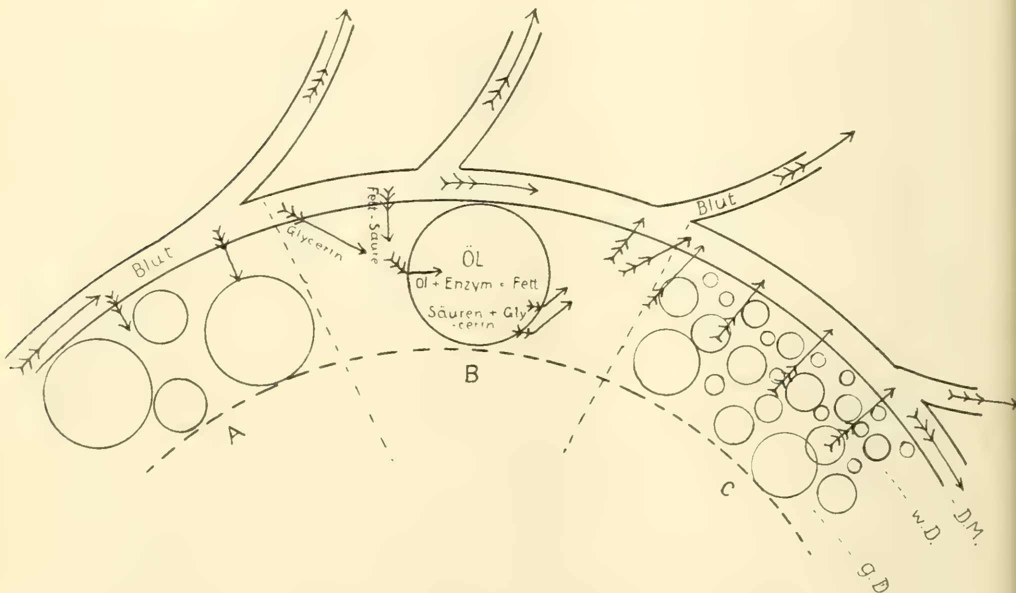


Fig. 98. Schematische Darstellung des Wachstums (Zone A), des Metabolismus (Zone B) und der Resorption der Eier (Zone C) im Eierstock der Henne. D.M. Dottermembran, w.D. weißer Dotter, g.D. gelber Dotter. Nach Riddle (137).

Von Kossel und seinen Schülern wurde die chemische Zusammensetzung der Eier der Knochenfische untersucht. Tichomiroff (164) hat die Analyse der Eier der Seidenwürmer durchgeführt. Es ist hier nicht möglich, die Resultate der Arbeiten über einzelne Tierformen zu besprechen, ich muß nur auf die Originalarbeiten verweisen.

Für die Entwicklungsphysiologie der Embryonen ist auch die chemische Zusammensetzung der Eihüllen besonders in jenen Fällen von Bedeutung, in welchen diese Eihüllen auch nutritive Bedeutung für den sich entwickelnden Embryo haben[1]). Das ist z. B. beim Hühner- und Amphibienei der Fall. Das Hühnerei ist von einer

1) Vgl. darüber die Arbeit von Tichomiroff (164) über Seidenwurmeier, von A. Baudrimont und Martin Saint Ange (11) über Amphibieneier.

Eiweißschicht umgeben. Ich habe bereits oben erwähnt, daß diese Substanz nicht im Eierstock, sondern von den Eileiterzellen ausgeschieden wird, sie hat demnach die Bedeutung einer tertiären Hülle. Chemisch besteht das Hühnereiweiß, wie HAMMARSTEN angibt, aus 850—880 Prom. Wasser, 100—130 Prom. Eiweißstoffen und 7 Prom. Salzen. Außerdem wurde eine gärende Zuckerart (LEHMANN und MEISSNER) und Spuren von Fett, Seifen, Lecithin und Cholestearin nachgewiesen.

Die Proteïnsubstanzen des Eiweißes gehören zu der Gruppe: Globuline (Ovoglobulin), Albumine (Ovoalbumin) und Albumosen (Ovomukoid). In den Mineralstoffen des Eiweißes wurde Kali, Natron, Kalk, Bittererde, Eisenoxyd, Chlor, Phosphorsäure, Schwefelsäure, Kiesel- und Kohlensäure nachgewiesen.

Die anderen Eihüllen sind aus physiologischen Gründen von geringer Bedeutung, deshalb wollen wir uns hier mit ihnen nicht befassen.

Bei den Amphibieneiern wurde die dieselben umgebende Gallerte von P. GIACOSA analysiert. Die Gallerte der Eier von *Rana temporaria* besteht aus Mucin, von der Zusammensetzung

C = 52,7—53,09 Proz.
H = 7,1— 7,21 „
N = 9,33— 9,15 „
S = 1,32 Proz.

Da, wie ich im Eingange dieses Kapitels bemerkt habe, unsere Kenntnisse hinsichtlich der chemischen Zusammensetzung der Eier noch lange nicht ausreichend sind, so wären weitere Forschungen auf diesem Gebiete auch aus dem Grunde sehr erwünscht, weil sie den Ausgangspunkt für die Physiologie des embryonalen Stoffwechsels, welcher bisher gleichfalls nur sehr wenig untersucht wurde, bilden müssen.

3. Physiologische Eigenschaften der Eier.

Da die physiologische Rolle der weiblichen Geschlechtselemente sich wesentlich von derjenigen der Spermatozoen bei der Zeugung unterscheidet, so sind auch die physiologischen Eigenschaften der Eier wesentlich andere als die der Spermatozoen. Die Bewegungsfähigkeit, welche die Samenfäden bei der größten Mehrzahl der Tiergruppen auszeichnet, kommt den Eiern nur ausnahmsweise zu. Wir finden sie bei den niederen Metazoen, und zwar bei den Cölenteraten, besonders in denjenigen Tiergruppen, welche sich durch diffuse Eibildung auszeichnen (vgl. p. 614). Bei den Spongien z. B. wurden amöboide Bewegungen der Eier beobachtet, was auf Fig. 85 dargestellt wurde. Auch bei den Hydroidpolypen können sich die weiblichen Geschlechtszellen innerhalb des Körperparenchyms bewegen.

Die weiblichen Geschlechtszellen zeichnen sich durch eine gewisse Resistenz gegenüber der Einwirkung äußerer Faktoren aus, welche eine Organismenzelle, besonders nach Lostrennung derselben aus dem geweblichen Zellverband, vernichten könnten.

Besonders diejenigen Tiere, deren Eier außerhalb des Organismus befruchtet werden, zeigen oft eine ganz eminente Widerstandsfähigkeit. In der Würmergruppe, bei Tunicaten, Echinodermen, auch

bei Wirbeltieren, und zwar bei Fischen, werden die Eier aus den weiblichen Geschlechtswegen ausgeschieden und können oft längere Zeit im Wasser resp. Seewasser liegen, ohne ihre Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit einzubüßen. Das hängt sonst auch bei den Eiern von der äußeren Temperatur und dem Luftzutritt ab. Bei den Kaltblütern kann als allgemeine Regel gelten, daß die Eier desto schneller ihre Entwicklungsfähigkeit einbüßen, je höher die Temperatur des umgebenden Mediums ist. Das steht wieder damit im Zusammenhange, daß in diesem fast latenten Leben, welches solche Eier führen, sich doch Oxydationsvorgänge abspielen. J. Loeb (103) hat nachgewiesen, daß im unbefruchteten reifen Ei die Oxydationsvorgänge in unrichtigen Bahnen verlaufen, was zum Absterben der Eier, resp. zum Verlust ihrer Entwicklungsfähigkeit führen muß. Je höher die Temperatur, desto rascher verlaufen selbstverständlich diese für das Ei schädlichen Oxydationsprozesse und desto schneller gehen die Eier zugrunde, wie das aus den Versuchen von Leyon deutlich hervorgeht.

Aus der von J. Loeb (103) entdeckten Tatsache, daß dem Degenerationsprozesse der unbefruchteten, im Seewasser liegenden Eier unrichtig verlaufende Oxydationsvorgänge zugrunde liegen, ergibt sich die Vermutung, daß eine Hemmung der Oxydation das Leben der unbefruchteten Eier verlängern müßte. Diese Vermutung hat in den schönen Versuchen von J. Loeb und W. H. Lewis (104) eine Bestätigung gefunden. Die genannten Autoren brachten unbefruchtete Echinideneier in Seewasser, welchem KCN hinzugesetzt war. Dadurch werden bekanntlich die Oxydationsprozesse der lebendigen Materie aufgehoben. Eine andere von den Autoren benützte Methode bestand darin, daß das zum Experiment verwendete Seewasser durch Zusatz von Pyrogallol mit Kalilauge vom Sauerstoff befreit wurde. Es stellte sich nun heraus, daß die im sauerstofffreien Seewasser verbleibenden Eier, resp. diejenigen, deren Oxydationsfähigkeit durch KCN gehemmt war, bedeutend länger ihre Entwicklungsfähigkeit bewahrten.

Sehr wichtig ist ferner die von Loeb (103) an unreifen Seesterneiern (*Asterias Forbesii*) gemachte Beobachtung, daß sie bedeutend länger als reife Eier in Seewasser unverändert bleiben. Wenn man künstlich die Reifung verhindert, so kann man dadurch auch die Eier bedeutend länger im frischen Zustande aufbewahren. Wir werden noch weiter unten darauf zurückkommen. Hier genügt die Feststellung der Tatsache, daß die Ovocyten bedeutend resistenter sind als die reifen Eier, was mit der verschiedenen Oxydationsfähigkeit beider Elementenkategorien im Zusammenhang steht.

Unsere Kenntnisse über die Resistenz der Eier von höheren Tieren, insbesondere den warmblütigen, sind bisher noch recht spärlich. Es drängt sich nämlich die Frage auf, ob das den Eierstock verlassende Ei, wenn es nicht sofort befruchtet wird, zugrunde geht, oder ob und besonders wie lange es in den weiblichen Geschlechtswegen sich unverändert und befruchtungsfähig aufhalten kann. Besonders wichtig wäre es für die Zeugung bei denjenigen Tieren, bei welchen die Eier in größeren Zeitabständen den Eierstock verlassen. Wenn sich die Spermatozoen zur Zeit des Austrittes des Eies aus dem Eierstock nicht in den weiblichen Geschlechtswegen vorfinden und die Lebensdauer des Eies sehr beschränkt wäre, so wären natürlich die Chancen der Befruchtung bedeutend geringer, als wenn das Ei

mit größerer Lebensdauer ausgestattet wäre und eventuell im Geschlechtsapparat das befruchtende Spermatozoen erwarten könnte. Die Angaben, welche sich diesbezüglich in der gynäkologischen Literatur finden, scheinen dafür zu sprechen, daß das Ei, welches den Eierstock verlassen hat, mehrere Tage im Eileiter resp. im Uterus unverändert verbleiben kann, ohne seine Befruchtungsfähigkeit einzubüßen. Dazu möchte ich noch bemerken, daß diese Angabe mit den oben besprochenen Versuchsresultaten von J. Loeb im Einklang steht. Bekanntlich verlassen die Geschlechtszellen der höheren Tiere den Eierstock nicht als reife Eier, sondern als Ovocyten I. Ordnung. Die Reifung einer solchen Ovocyte wird erst durch das Eindringen des Spermatozoons in dieselbe ausgelöst. Nun haben wir oben gehört, daß die unreifen Eier bedeutend resistenter sind als die reifen; so daß man daraus auch den Schluß ziehen kann, daß die Ovocyte in frischem Zustande in dem Geschlechtskanal einige Zeit lang verbleiben kann. Dazu kann noch vielleicht die Tatsache in Betracht kommen, daß die Ovocyte bei den Wirbeltieren den Eierstock zusammen mit einer Zellschicht (Corona radiata) verläßt.

4. Die sekundären Geschlechtsmerkmale der weiblichen Individuen und ihr Verhältnis zu den Geschlechtsdrüsen.

Die Aufgabe, die wir uns in diesem Kapitel gestellt haben, erscheint insofern erleichtert, als in einem der vorigen Kapitel (vgl. p. 593 u. 77) dasselbe Thema für das männliche Geschlecht behandelt wurde. Das Problem selbst ist also bereits aufgestellt und wir können uns infolgedessen auf die Besprechung derjenigen Tatsachen beschränken, welche sich speziell auf das weibliche Geschlecht beziehen.

Zuerst werde ich die Resultate derjenigen Versuche anführen, in denen es sich um Beantwortung der Frage nach der Ausgestaltung der sekundären morphologischen Geschlechtscharaktere handelte. Den Gegenstand der Untersuchung bildeten die Merkmale, welche durch das ganze Leben, durch die Dauer aller seiner Perioden beständig persistieren, sowie auch die nur während der Brunstperiode auftretenden Charaktere. Es fragt sich nämlich, ob die Differenzierung der sekundären Geschlechtscharaktere der Weibchen von der bereits entwickelten Keimdrüse abhängig ist, oder ob diejenigen Faktoren, welche über die Differenzierung der Keimdrüse entscheiden, auch die Gestaltung der sekundären Geschlechtscharaktere bestimmen. Zur Entscheidung dieser Frage wurden dieselben Methoden wie beim männlichen Geschlecht verwandt, also die Untersuchung der Anomalien, der operativ und parasitär entstandenen Kastraten, und endlich Transplantation der Geschlechtsdrüsen des entgegengesetzten Geschlechtes. Die Resultate der ersten Forschungsmethode wurden bereits bei der Erörterung desselben Problems beim männlichen Geschlecht besprochen; es handelt sich hier um die bei den Zwittern wahrnehmbaren sekundären Geschlechtsmerkmale. An der Hand einiger bei den Arthropoden beobachteten Anomalien sind wir zu dem Schluß gelangt, daß in bezug auf die Koinzidenz und Nichtkoinzidenz der primären und der sekundären Geschlechtscharaktere bei den anormal ausgestalteten Individuen alle möglichen Uebergänge von einem Extrem in das entgegengesetzte beobachtet wurden.

Desgleichen wurden die Fälle der von Giard (61–65) entdeckten und genau untersuchten parasitischen Kastrationen bereits erörtert. Wir haben gesehen, daß die parasitische Kastration oft das Hervortreten der Geschlechtscharaktere des entgegengesetzten Geschlechtes zur Folge haben kann, daß jedoch nach den Forschungen von Giard diese Erscheinung mehr temporären, nicht aber definitiven Charakter aufweist, und daß die primären und sekundären Geschlechtsmerkmale wieder richtig aufzutreten vermögen, wenn der destruierende Parasit abstirbt. Die Untersuchungen von G. Smith (151) über die parasitische Kastration bei den Krebsen ergaben einen Unterschied im Verhalten parasitisch kastrierter Männchen und Weibchen. Die Veränderungen, welche die parasitische Kastration beim Männchen hervorruft, haben wir bereits (p. 594 ff.) kennen gelernt: wir wissen, daß das Männchen nach der Kastration die sekundären Merkmale des Weibchens gewinnt. Smith hat ferner die parasitisch kastrierten Weibchen beobachtet: Es zeigte sich, daß die parasitische Kastration bei jugendlichen weiblichen Individuen des Krebses *Inachus* eine vorzeitige Annahme einer solchen Abdomengestalt bewirkt, wie sie gewöhnlich erst bei ausgewachsenen Individuen auftritt. Die parasitische Kastration durchgeführt durch Sacculina bei ausgewachsenen Formen von *Inachus* hat eine Reduktion der abdominalen Anhänge (appendages) zur Folge; man konstatiert dabei jedoch nie eine Annäherung der Gestaltung an das entgegengesetzte Geschlecht, was bekanntlich bei der Kastration von Männchen von *Inachus* von G. Smith gesehen wurde.

Bei Insekten wurden Kastrationsversuche bei *Lymandria dispar* von J. Meisenheimer (118) angestellt. Die Ovarien sind bei diesem Falter aus mehreren Ovarialröhren zusammengesetzt; zu dem Geschlechtsapparat gehören außerdem noch akzessorische Drüsen und Ausführgänge. Die der Arbeit von Meisenheimer (118) entnommene Abbildung (Fig. 99) gibt das Bild der weiblichen Genitalien von *Lymandria dispar* wieder. Die Gonaden wurden von Meisenheimer jedoch schon im Raupenstadium teils galvanokaustisch vernichtet, teils mittels Schere herausgeschnitten. Trotz der Kastration kam es beim Weibchen zur Entwicklung der Geschlechtsgänge und Anhangsdrüse, aber immerhin konnte der Experimentator bei einer gewissen Anzahl der operierten Individuen eine beträchtliche Reduktion der Geschlechtsgänge feststellen.

Die Methode der Transplantation der männlichen Gonaden in weibliche, einseitig oder total kastrierte Individuen wurde ebenfalls von Meisenheimer angewandt. Die Operation wurde im Raupenstadium vorgenommen. Fig. 100 zeigt die innere Organisation des Geschlechtsapparates eines mit dieser Methode künstlich erzeugten Zwitters. Neben den Ovarien ist links ein eingepflanzter Hoden wahrnehmbar. Der Schluß, zu welchem Meisenheimer in dieser Versuchsserie gelangte, lautet: „Weder auf die Entwicklung des auf der einen Seite erhalten gebliebenen Ovariums, noch auf die Ausbildung der weiblichen Geschlechtsgänge und des übrigen Genitalapparates hatte die Gegenwart des Hodens den geringsten Einfluß."

Meisenheimer fand in einer anderen Experimentalserie, daß die Gegenwart der Geschlechtsdrüse auch in jenem Fall für die Ausbildung der sekundären äußeren Geschlechtsmerkmale bedeutungslos ist, in welchen die letzteren neu gebildet werden müssen. Den Beweis

dafür erbringen die Experimente, in denen er die weiblichen Falter von *Lymandria dispar* kastrierte, wobei gleichzeitig die Flügelanlagen abgeschnitten wurden. Bei diesen Tieren tritt bekanntlich ein sehr ausgeprägter Sexualdimorphismus auf, der sich eben in Gestalt und Farbe der Flügel kenntlich macht. Trotzdem sich die Flügel neu

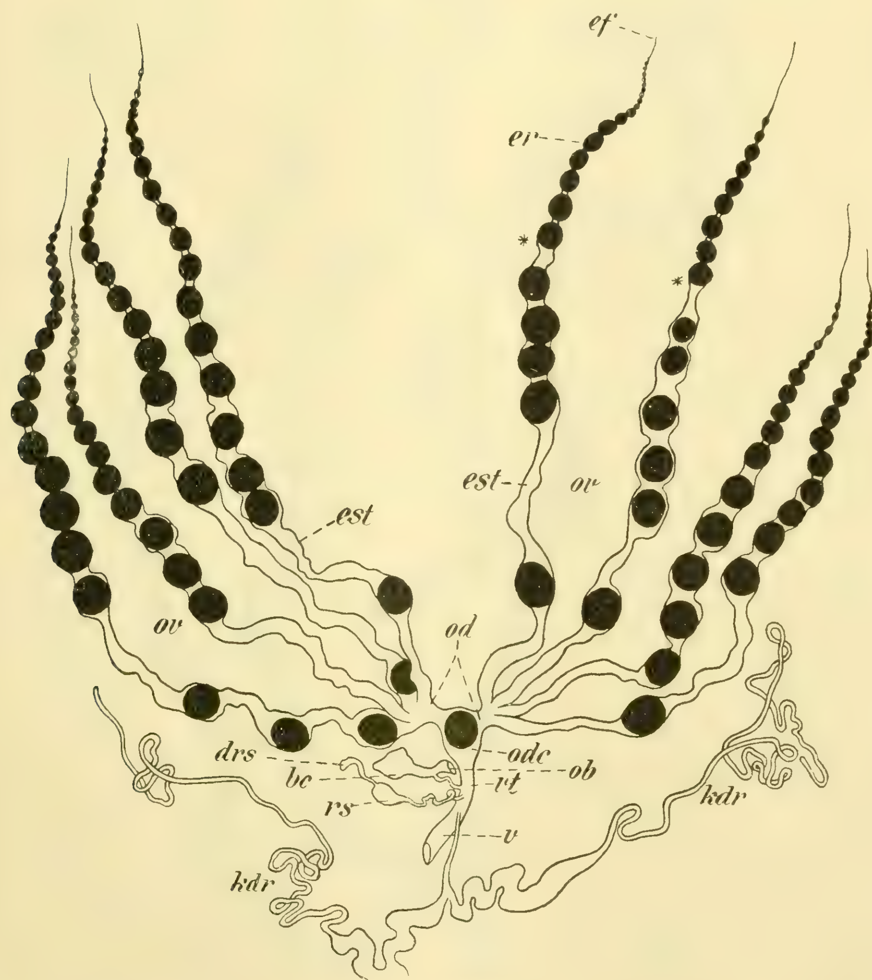


Fig. 99. Normaler weiblicher Geschlechtsapparat von *Lymandria dispar*, von der Dorsalseite gesehen. *bc* Bursa copulatrix, *drs* Drüsenschlauch des Receptaculum seminis, *ef* Endfaden, *er* Eiröhre, *est* Eiröhrenstiel der Ovarialröhren, *kdr* Kittdrüsen, *ob* Ostium bursae, *od* paarige Ovidukte, *odc* unpaarer Ovidukt, *ov* Ovarien, *rs* Receptaculum seminis, *v* Vagina, *vt* Vestibulum. Nach MEISENHEIMER.

regenerieren mußten, und zwar bei Abwesenheit der Gonaden, kam es bei den operierten Exemplaren dennoch stets zur Ausbildung rein weiblicher Flügel. Die neuen Untersuchungen von KOPEĆ (89) haben die Versuchsresultate von MEISENHEIMER bestätigt und erweitert.

Kopeć pflanzte sogar mehrere weibliche Gonaden kastrierten Männchen ein, konnte jedoch hierbei absolut keine Umwandlung im Bereiche der sekundären Geschlechtsmerkmale konstatieren. Er stellte vielmehr auf cytologischem Wege den vollkommen normalen Verlauf der Ovogenese in den implantierten Ovarien fest, so daß damit der eventuelle

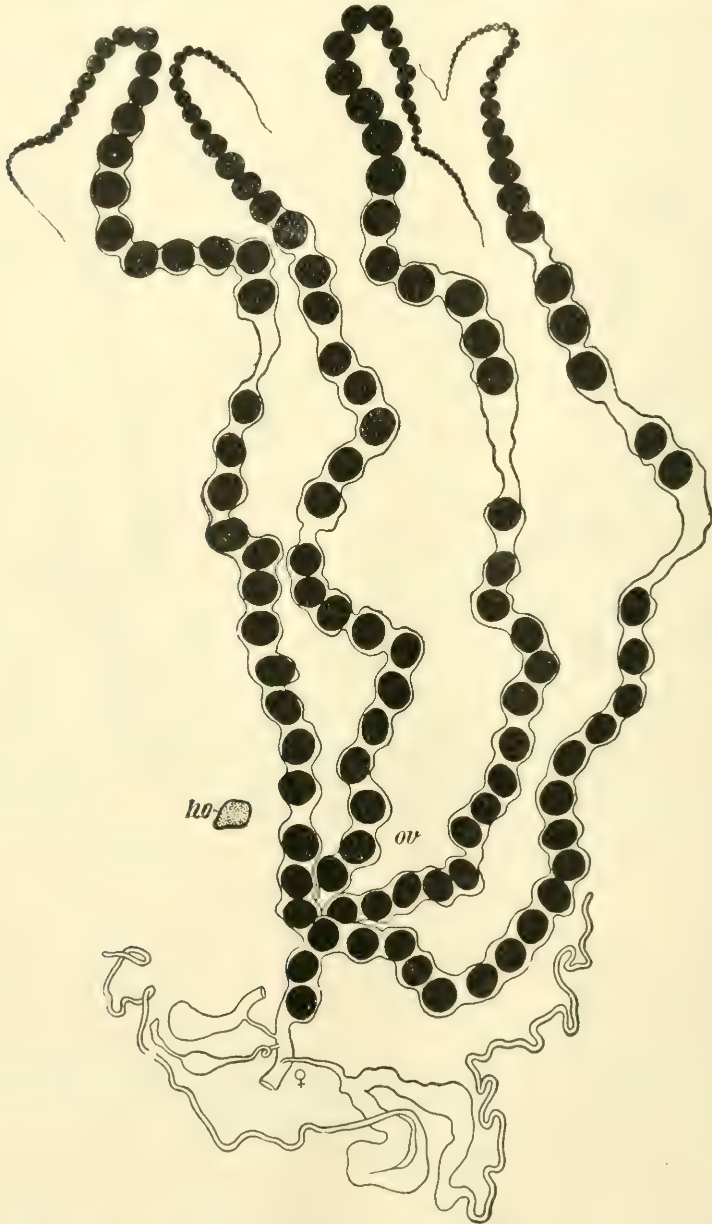


Fig. 100. Innere Zwitterorganisation eines weiblichen Falters von *Lymandria dispar*, dem auf der dritten Raupenperiode eine Hodenanlage eingepflanzt wurde. *ho* Hoden, *ov* Ovarium. Nach J. Meisenheimer (118).

Einwand, daß die Gonaden ihre Tätigkeit im Männchenorganismus nicht entwickeln konnten, entkräftet wird.

Aus den Versuchen von Oudemans (130), Meisenheimer (118) und Kopeć (87—89) geht also hervor: Wie bei dem männlichen, so sind auch bei dem weiblichen Geschlecht bei den Arthropoden die primären und die sekundären Charaktere insofern voneinander unabhängig, daß den einzelnen Teilen des Geschlechtsapparates ein hochgradig entwickeltes Selbstdifferenzierungsvermögen zukommt. Die sekundären Sexualcharaktere entwickeln sich nicht unter dem Einfluß des Eierstockes, sondern müssen „zu irgendeinem frühzeitigen Zeitpunkt in der Keimzelle" bestimmt werden.

Der Geschlechtstrieb bei den Arthropoden kann sich ebenfalls unabhängig von der Geschlechtsdrüse im Individuum manifestieren. Die Arbeiten von Oudemans, Kopeć und Meisenheimer beweisen, daß trotz der Kastration, trotz der Implantation der Drüse des entgegengesetzten Geschlechts der Geschlechtstrieb sich in derselben Richtung äußert, wie er auch früher entfaltet war.

Bedeutend größer ist der Einfluß der weiblichen Keimdrüse sowohl in morphogenetischer als auch in physiologischer Hinsicht bei den höheren Tieren. In morphogenetischer Hinsicht äußert er sich im Auftreten gewisser sekundärer Geschlechtsmerkmale, welche dem weiblichen Geschlecht eigentümlich sind, resp. in der Hemmung der Entwicklung derjenigen Sexualcharaktere, welche in männlichen Individuen auftreten. Sehr beachtenswert sind auf diesem Gebiete die Arbeiten von Rörig, welcher den Einfluß der Eierstöcke auf die Geweihentwicklung beim Hirsch untersucht hat. Bei den Cerviden tritt bekanntlich das Geweih nur bei Männchen auf. In gewissen anormalen Fällen werden sie auch bei weiblichen Individuen beobachtet, und diese Erscheinung läßt sich auch künstlich hervorrufen. So wurde z. B. festgestellt, daß die Geweiherzeugung bei weiblichen Cerviden vor sich gehen kann nach bloßer mechanischer Verletzung der Haut und andauerndem Nervenreize an der Stelle, wo sich das Geweih überhaupt zu entwickeln pflegt. Es wurde jedoch von Rörig (138) nachgewiesen, daß dieser Erscheinung am häufigsten Veränderungen im weiblichen Geschlechtsapparat zugrunde liegen.

„Erkrankung der Reproduktionsorgane weiblicher Cerviden — schreibt Rörig — kann die Ursache von Geweiherzeugung werden und zwar kann einseitige Erkrankung zur Erzeugung einstangiger Geweihe, beiderseitige Erkrankung zur Erzeugung eines kompletten Geweihes führen.

Bei ‚einseitiger' Erkrankung der Reproduktionsorgane und darauffolgender Geweiherzeugung trat eine ‚transversal' wirkende Korrelation zutage.

Weibliche Individuen, deren Ovarien atrophisch geworden sind, entwickeln in der Regel Geweihe.

Weibliche Individuen mit abnorm entwickelten Ovarien verhalten sich wie die mit atrophisch gewordenen Ovarien.

Individuen mit hermaphroditischen Genitalien scheinen stets Geweihe zu entwickeln, und es erreicht die Geweihentwicklung bei diesen einen um so höheren Grad der Vollkommenheit, je stärker die inneren Zeugungsorgane nach der männlichen Richtung hin entwickelt sind."

Dazu ist noch zu bemerken, daß diese Fähigkeit der Geweih-

entwicklung bei Weibchen auch von der untersuchten Species dieser Familie abhängig ist.

Aus den Beobachtungen von Rörig (138) ist immerhin der Schluß zu ziehen, daß die weibliche Keimdrüse einen hemmenden Einfluß auf die Entwicklung der dem entgegengesetzten Geschlechte eigentümlichen sekundären Geschlechtscharaktere ausüben muß.

Aus der Haustierzucht ist seit langem bekannt, daß die Kastration bei Kühen die Laktationsperiode verlängert, und daß dadurch auch ein besserer Mastzustand erreicht werden kann. Worch (170) macht darauf aufmerksam, daß man daran denken muß, ob diese Neigung zum vermehrten Fettansatz sich nicht auf den Wegfall der geschlechtlichen Erregung und damit auf das Auftreten größerer Ruhe zurückführen läßt. Er hebt jedoch selbst hervor, daß dies aller Wahrscheinlichkeit nach nicht die einzige Ursache dieser Erscheinung ist.

Die physiologische Begründung dieser Tatsachen finden wir in den Versuchsergebnissen von Loewy und Richter (112, 113), welche ähnliche Experimente an Hunden angestellt haben. Bei Weibchen von Hunden wurde der Gesamtstoffwechsel vor und nach der Kastration durch Ermittlung des Sauerstoffverbrauches und der Kohlensäureausscheidung bestimmt. Bei diesen Versuchen überzeugte man sich, daß eine Verminderung des Stoffwechsels nach der Kastration stattfindet, und zwar pro Kilo Körpergewicht ca. 20 Proz. Trotzdem aber auch der Gesamtumsatz bei weiblichen Tieren um ca. 12 Proz. sank, wurde dennoch eine Zunahme an Gewicht konstatiert. „Dieses beweist, daß entweder das die Oxydationen leistende Körpermaterial an Masse abgenommen hat, oder daß seine oxydative Energie geringer geworden ist."

Zu demselben Schlusse müssen die Versuche führen, in denen bei sinkendem Körpergewicht der Umsatz pro Körperkilo sich erheblich eingeschränkt zeigte. Da nun keines der Momente vorlag, die etwa zu einem gesteigerten Eiweißzerfall führen konnten, vielmehr zum Teil ein Eiweißansatz angenommen werden muß, können die Resultate von Loewy und Richter (113) als Beweis dafür gelten, daß die Abnahme des Stoffwechsels nach Kastration durch Verminderung des Oxydationsvermögens des Körpereiweißes zustande gekommen ist.

Die mit Fettansatz einhergehende Aenderung des Ernährungszustandes nach Kastration findet, selbst wenn kein äußeres Moment zu ihrer Erklärung vorhanden ist, in dieser Einschränkung der Oxydationsprozesse ihre Begründung.

Wir hätten hier einen der wenigen wissenschaftlich festgestellten Fälle, in denen entstehende Fettsucht keine Mastfettsucht zu sein braucht, vielmehr eine sogenannte konstitutionelle sein kann (Loewy, 111, p. 142).

Die Autoren haben sich weiter überzeugt, daß durch Zufuhr von Ovarialsubstanzen der gesunkene Stoffwechsel wieder erhöht werden kann, manchmal sogar über die Norm hinaus.

Die Beobachtungen, welche über den Einfluß des Klimakteriums auf den weiblichen Organismus gemacht wurden, sprechen ebenfalls entschieden dafür, daß die Tätigkeit der Geschlechtsdrüse den ganzen Organismus beeinflußt. Der wohlbekannte Fettansatz nach dem Klimakterium beweist, daß der Stoffwechselumsatz sich in seinem Typus geändert hat. Zuweilen wurden Veränderungen in sekun-

dären Geschlechtsphänomenen nach dem Klimakterium konstatiert, und zwar Annäherung an den männlichen Typus (Stimme, Schnurrbart usw.), was wieder die Abschwächung des hemmenden Einflusses der Gonade beweist.

Die Kastration ruft bei weiblichen Säugetier- und Menschenindividuen, wenn sie an neugeborenen oder jugendlichen Organismen vorgenommen wird, ein Zurückbleiben in der Entwicklung des ganzen Geschlechtsapparates hervor. Daß diese Hypoplasie der weiblichen Genitalien in diesem Fall wirklich auf den Mangel der Gonade zurückzuführen ist, hat Halban (71) nachgewiesen. Er implantierte nämlich kastrierten jungen weiblichen Hunden Gonaden unter die Haut und erhielt dabei eine vollständige Entwicklung des Genitalapparates.

Aber auch die nach der Pubertät durchgeführte Kastration kann die sogenannte „Kastrationsatrophie" der Genitalien veranlassen, welche in regressiven Schrumpfungen im Apparat besteht. Durch subkutane Injektionen von Ovarialextrakten läßt sie sich nicht aufhalten (vgl. Biedel, 18, p. 349).

Bei frühzeitiger Kastration treten am weiblichen Organismus auch gewisse Veränderungen auf. Nach dem Bericht von Roberts aus Indien [1]) sollen solche Individuen keine Busen, keine Warze und keine Schamhaare aufweisen. Verschließung der Scheide, Verengung des Beckens sollen weitere Merkmale solcher Individuen bilden.

5. Der Einfluß des Eierstockes auf die Brunst- resp. Menstrualperiode. Innere Sekretion des Eierstockes.

Unter den physiologischen Eigenschaften des Organismus, welche unter dem Einfluß der Ovarien stehen, sind die periodischen Veränderungen in der Uterusschleimhaut, welche oft von bestimmter Geschlechtserregung begleitet werden, von größter Wichtigkeit. Auch die Tätigkeit der Geschlechtsdrüse selbst, und zwar die Eierproduktion, ist in jenen Perioden, die wir als Brunstzeit bezeichnen, oft intensiver. Die Anschwellung der Uterusschleimhaut, die Vergrößerung und Vermehrung der Drüsen, die periodische Hyperämie, welche bei den am höchsten organisierten Tieren (gewisse Affenarten, Mensch) gemeinsam auftreten und sogar zu Blutungen führen, bilden den Komplex dieser Erscheinungen. Aus zahlreichen Untersuchungen besonders aus Beobachtungen am menschlichen Organismus und Versuchsresultaten an Affen geht hervor, daß besonders diejenigen Erscheinungen, die wir als Menstruation bezeichnen, mit der Funktion der Geschlechtsdrüse in Zusammenhang stehen.

Die Eier verlassen den Eierstock in bestimmten Zeitperioden; den Prozeß der Eientfernung aus dem Ovarium nennt man Ovulation. Die sich hier zuerst aufdrängende Frage ist die nach der temporären Koinzidenz der Ovulation und der Menstruation und nach der kausalen Abhängigkeit der beiden physiologischen Erscheinungen. Der zeitliche Zusammenhang zwischen diesen beiden Prozessen wurde früher fast allgemein angenommen, und gegen die Hälfte des vorigen Jahrhunderts haben die Autoren in der Tätigkeit des Ovariums die auslösende Ursache für die Menstruation gesehen. Daß irgendein Zusammenhang hier bestehen muß, geht schon aus der mehrfach gemachten Beob-

1) Zitiert nach Herbst (76, p. 74).

achtung hervor, daß nach Ovarienexstirpation, resp. wenn sich die Ovarien nicht entwickelt haben, oder wenn in ihrer Entwicklung zu früh ein Stillstand eingetreten ist, die Menstruation ausbleibt. Pflüger (135) hat diesen Zusammenhang der Ovulation und Menstruation folgendermaßen erklärt: Aus der Histologie ist bekannt, daß die Graafschen Follikel des Eierstocks reich innerviert sind. Wenn der Follikel vor der Ovulation eine Anschwellung erfährt, werden dadurch diese Nervenfasern gereizt und die summierten Reize zum Rückenmark fortgeleitet. Vom Rückenmark wird infolge der anwachsenden Reizung die Blutkongestion im Genitalapparat hervorgerufen, welche dem Menstruationsprozeß zugrunde liegt.

Daß die Reizung der Ovarien die Veränderungen im Uterus auslösen kann, geht aus den schönen Experimenten von P. Strassmann (162) hervor. Dieser Autor ist von der Voraussetzung ausgegangen, daß die Brunsterscheinungen und die Menstruation analoge Erscheinungen darstellen. Strikte Gleichheit besteht hier allerdings insofern, als nach Entfernung der Eierstöcke die Brunst beim Tier nicht wieder eintritt und wir werden bald sehen, daß nach der Exstirpation der Ovarien auch die Menstruation aufhört. Die Versuchsmethode von Strassmann (162) bestand darin, daß Hündinnen Einspritzungen von steriler Kochsalzlösung, dann von Glyzerin und später ausschließlich von sterilisierter, mit Berlinerblau gefärbter 10-proz. Gelatine in den Eierstock gemacht wurden, nachdem derselbe mittels Eröffnung der Bauchhöhle freigelegt worden war. Eine genaue mikroskopische Untersuchung der Genitalien vor und nach der Injektion ergab, daß infolge der Einspritzungen in den Eierstock, infolge des auf diese Weise erhöhten inneren Druckes in demselben Veränderungen am Endometrium hervorgerufen werden. „Mit diesen gehen Erscheinungen an den Genitalien vor sich, die in mancher Beziehung dem Phänomen der Brunst ähneln“ (Hyperämie der Scheide und der äußeren Genitalien, Erektion der Clitoris, vermehrte Schleim- und Blutabsonderung, bisweilen auch Erregungszustände). Auf Grund seiner Versuchsergebnisse kam Strassmann zu dem Schluß, daß das Wesentliche in der Pflügerschen Lehre von der Menstruation aufrecht erhalten werden muß, und zwar daß die Schwellung des wachsenden Follikels, die Uterusschleimhaut zum Wachstum und zur Entfaltung bringt. „Die Menstruation ist weder ein selbständiges Phänomen noch bedingt sie das Platzen des Follikels. Der Eierstock funktioniert ohne Uterus, aber nicht der Uterus ohne Eierstock.“

Die letzte von Strassmann (162) ausgesprochene These ist wohl vollkommen berechtigt, die Frage jedoch, wie der Eierstock die Gebärmutter beeinflußt, läßt sich doch im Lichte der neuesten Forschungsergebnisse mit der Pflügerschen Hypothese, welcher sich Strassmann anschließt, nicht beantworten.

Ueber dieses Thema wurde in der letzten Zeit viel gearbeitet und diskutiert (vgl. in dieser Beziehung das schöne und übersichtliche Sammelreferat von Birnbaum, 19). Ich möchte hier wenigstens die wichtigsten Forschungsresultate besprechen.

Ein Teil der Untersuchungen bezieht sich auf das Verhältnis des Zustandes von Ovarien und Uterusschleimhaut. Die von Leopold und Mironoff (99) durchgeführten Untersuchungen von Ovarien

plötzlich während der Menstruation gestorbener Frauen oder von bei Exstirpation gewonnenen Eierstöcken und der Uterusschleimhaut ergaben, daß die zeitliche Koinzidenz der Menstruation und Ovulation sich nicht immer feststellen läßt. Es unterliegt nach diesen Autoren keinem Zweifel, daß die Menstruation gewöhnlich von Ovulation begleitet wird, daß sie aber häufig auch ohne dieselbe verläuft. Die Autoren gelangten auf Grund dieser Untersuchungen zu dem Schluß, daß die Menstruation nicht vom Reifwerden und vom Bersten des GRAAFschen Follikels abhängt, sondern daß sie von zwei Faktoren bedingt ist: 1) von der Anwesenheit der Eierstöcke, 2) von genügender Ausbildung der Uterusschleimhaut.

Was bildet aber das auslösende Moment für den Menstruationsvorgang?

Die PFLÜGERsche (135) Hypothese ist hinfällig geworden. Gegen diese Hypothese sprechen die oben erörterten Untersuchungsresultate von LEOPOLD und MIRONOFF (99) und vor allem die Versuche von GOLTZ und FRESBERG (69). Diese Autoren stellten ihre Experimente an einer Hündin an, an welcher eine Durchtrennung des Rückenmarks in der Höhe des ersten Lendenwirbels ausgeführt wurde. Trotz dieser Verletzung wurde die Hündin brünstig und warf ein lebendes Junges. GOLTZ hat schon in seiner Arbeit darauf hingewiesen, daß wahrscheinlich vom Eierstock gewisse Stoffe produziert werden, welche sodann ins Blut übergehen und den Organismus beeinflussen. Von Bedeutung sind auch die älteren Versuche von REIN, welcher die sympathischen und Sacralnerven durchschnitt und so die Gebärmutter vom Zentralnervensystem isolierte. Trotzdem trat keine Atrophie des Uterus ein, das Tier wurde sogar schwanger.

Die Hypothese, die wir, wie NUSSBAUM (129) richtig hervorhebt, bereits in der Arbeit von GOLTZ (69) finden, hat sich in neuerer Zeit eingebürgert. Wir haben in einem der vorigen Kapitel darauf hingewiesen, daß von NUSSBAUM die Produktion gewisser chemischer Substanzen für den Hoden nachgewiesen, und durch diese die Beeinflussung der Brunstorgane durch den Hoden erklärt wurde.

Am weiblichen Geschlecht wurden in neuerer Zeit mehrere Beobachtungen und Versuche ausgeführt, welche die Funktion des Ovariums als einer Drüse mit innerer Sekretion dokumentieren. Sehr belehrend sind die von MORRIS (126), GLAS (67) und DUDLEY am Menschen gemachten Beobachtungen. MORRIS gelang es, bei einem 20-jähr., an Amenorrhöe leidenden Mädchen durch Transplantation eines Ovariums einer anderen Frau in ihren Fundus uteri regelmäßige Menstruationen hervorzurufen. Ueber ähnliche Wirkungen der Transplantation berichten die beiden anderen zitierten Autoren.

Wichtig auf diesem Gebiete sind die Experimente von KNAUER (85), welcher an Hündinnen experimentierte, wobei er nach der Transplantation des Ovariums ins Mesometrium Brunsterscheinungen beobachten konnte. Aber erst J. HALBAN (72, 73) gebührt das Verdienst, die Richtigkeit der Hypothese einer inneren Sekretion des Eierstockes nachgewiesen zu haben. Es wurde schon oben erwähnt, daß bei manchen Affen eine wirkliche Menstruation stattfindet. HALBAN wählte zu seinen Experimenten vier Paviane. Die Versuche bestanden darin, daß er die Ovarien exstirpierte und sie dann an verschiedene Körperstellen (subkutan, unter die Muskulatur, ins große Netz) transplantierte.

Bei allen Tieren heilten die Ovarien an den fremden Stellen ein und die nach 6—9 Monaten vorgenommene Untersuchung ergab, daß in allen Ovarien noch funktionsfähiges Gewebe vorhanden war. Bekanntlich hört die Menstruation nach der Exstirpation der Ovarien gewöhnlich auf, hier jedoch konnte der Autor konstatieren, daß bei zwei von den operierten Tieren die Menstruation weiter fortdauerte nach einer Pause, welche der Einheilung der Geschlechtsdrüsen entsprechen kann.

In Anbetracht dessen, daß die Eierstöcke in diesen Fällen selbstverständlich aus allen ihren Nervenverbindungen bei der Operation gelöst werden mußten und trotzdem die Menstruation fortbestand, muß angenommen werden, daß die Vermittlung des Nervensystems bei der Beeinflussung des Organismus durch das Ovarium keine Rolle spielt. Damit ist also der Beweis erbracht, daß vom Ovarium ein chemischer Stoff ausgeschieden wird, welcher ins Blut gelangt und dann den Organismus beeinflußt. Ob er direkt auf die einzelnen Organe einwirkt, oder ob durch diesen im Blut enthaltenen Stoff das Nervensystem beeinflußt wird, welches wieder auf die einzelnen Organe einwirkt, ist bisher nicht entschieden. HALBAN spricht sich für diese letzte Vermutung aus. Experimentelle Beweise sind bisher nicht erbracht worden.

Gegen die Experimente von HALBAN könnte eingewendet werden, daß bei der Exstirpation der Ovarien ein Teil zurückgelassen wurde. Dieser eventuelle Einwand wurde jedoch durch HALBAN selbst durch ein Ergänzungsexperiment entkräftet. Bei einem Versuchstier, welches nach der Implantation des Ovariums normal menstruierte, entfernte HALBAN nach 9 Monaten dieses implantierte Ovarium wieder, worauf die Menstruation definitiv aufhörte. Die Richtigkeit der HALBANschen Schlußfolgerungen unterliegt demnach keinem Zweifel.

Die sehr wichtigen Versuchsresultate von HALBAN wurden durch spätere Versuche zahlreicher Autoren bestätigt und auf andere Tiere ausgedehnt. Besonders bedeutungsvoll ist die Tatsache, daß der Eierstock, indem er chemische Stoffe produziert und an das Blut abgibt, auch die Veränderungen, welche in der Brunstperiode auftreten, veranlaßt.

Nun drängt sich die weitere Frage auf, ob diese Funktion des Ovariums von der ganzen Keimdrüse oder nur von bestimmten Teilen derselben ausgeübt wird. Neben den Follikeln könnte noch die sogenannte interstitielle Drüse, welche im Eierstock enthalten ist, und das sogenannte Corpus luteum bei Erwägung der Genese von Hormonen, die bei der inneren Sekretion fungieren, in Betracht kommen. Was das letzterwähnte Gebilde anbelangt, so entsteht das Corpus luteum an Stelle des geplatzten Eifollikels. Ueber die Entstehung, Ausgestaltung und physiologische Rolle dieses Gebildes wurde in letzter Zeit viel diskutiert und geschrieben. Die morphologischen Vorgänge, die sich dabei abspielen, wurden unter anderen von SOBOTTA (156) auf Grund neuerer Literatur und eigener Forschungen genau besprochen. „Das Corpus luteum ist eine im wesentlichen epitheliale Bildung, deren charakteristische Elemente aus den Epithelien des GRAAFschen Follikels durch einfache Hypertrophie, oder durch Hypertrophie verbunden mit einer mehr oder weniger starken Vermehrung der Elemente hervorgehen. Die hypertrophierte Epithelschicht wird durch Bindegewebszüge in einzelne Gruppen von Zellen verlegt.“ In den Epithelzellen des jungen Corpus luteum wurden in der Regel Fett-

körnchen festgestellt. Beim Follikelsprung vor der Bildung des Corpus luteum können kleinere oder größere Blutungen stattfinden, die Flüssigkeit des Follikels kann vollständig oder partiell entleert werden.

Die sogenannten Luteinzellen des Corpus luteum stammen von Epithelien der Membrana granulosa des Follikels (COHN, 48) her.

Wenn wir in der physiologischen Literatur Umschau halten, so fällt es gleich auf, daß alle drei Möglichkeiten der Hormonengenese bereits diskutiert wurden. Gründlich hat dies neuerdings auch BIEDEL (18) besprochen. Die älteste Hypothese, daß die Follikel die Erscheinung der Menstruation bewirken, läßt sich schon in Anbetracht der oben erwähnten Beobachtungsresultate von LEOPOLD und MIRONOFF (99) nicht aufrecht erhalten. Die Tatsache, daß die Menstruation in mehr als einem Drittel der Fälle nicht zeitlich mit der Ovulation zusammenfällt, spricht gegen diese Anschauung. Demnach kann der Follikelapparat als Quelle der Hormonen, die die Menstruation auslösen, nicht angesehen werden.

Viel wurde weiter die Frage der Bedeutung des Corpus luteum für die Menstruation und Zeugungsphysiologie diskutiert[1]). Den Ausgangspunkt für diese neueren Forschungen bildeten die Gedanken, welche zuerst von G. BORN ausgesprochen wurden. Der genannte Forscher hat in diesem Körper eine Drüse mit innerer Sekretion erblickt und für diese seine Ansicht zahlreiche Argumente angeführt.

Die Hypothese von BORN wurde von FRÄNKEL (59, 60) weiter ausgebaut. Dieser Forscher führt aus, daß die vom Corpus luteum als von einer Drüse produzierten Stoffe für das Zeugungsvermögen der Weibchen von prinzipieller Bedeutung sind. Im Blute der Weibchen vorhandene, vom Corpus luteum produzierte Substanzen veranlassen, daß das befruchtete Ei, welches bereits auf seiner Wanderung nach dem Uterus begriffen ist, an der Gebärmutterschleimhaut zur Insertion gelangt. Aber der gelbe Körper soll nach seiner Ansicht auch auf den nicht schwangeren Uterus einen Einfluß ausüben; es soll nämlich das Corpus luteum auch die Menstruation auslösen. Für diese letztere Hypothese spricht nach FRÄNKEL die Tatsache, daß die Menstruation gerade im Moment der höchsten Entwicklung des gelben Körpers eintritt. Sehr lehrreich sind seine an Menschen angestellten Experimente. Wurde nämlich anläßlich gewisser Cochotomien bei gesunden inneren Geschlechtsorganen das frische Corpus luteum mit dem Paquelin exkauterisiert, so konnte man feststellen, daß zu dem Termin, zu welchem sonst regulär die Menstruation hätte kommen müssen, keine Blutung stattfand, daß also die Menstruation ausblieb und erst einige Wochen später eintrat. Auf Grund dieser Versuche glaubt FRÄNKEL die Entstehung der Menstruation auf die sekretorische Tätigkeit des Corpus luteum zurückführen zu können. Nach seiner Ansicht gibt es nur *ein* Corpus luteum, „*eine* echte periodisch sich regenerierende Ovarialdrüse, die der Uterusernährung von der Pubertät zur Klimax vorsteht". Das Sekret dieser periodisch sich regenerierenden Drüse veranlaßt die zyklisch vierwöchentliche Hyperämie des Uterus, welche entweder der Schwangerschaft vorangeht oder der Menstruation zugrunde liegt.

Diese hier auseinandergesetzten Ansichten FRÄNKELS haben in

1) Vgl. darüber das Sammelreferat von IHM (78a).

der Literatur viel Widerspruch gefunden, obschon sie viel Anregung zu weiteren Forschungen gegeben haben.

Schon die Tatsache selbst, daß die Menstruation ohne Ovulation stattfinden kann, und die Bildung des Corpus luteum doch im innigsten Zusammenhang mit der Ovulation steht, spricht gegen die Hypothese von Born und Fränkel. Auch die Versuche von Fränkel mit Kauterisation des Corpus luteum können nicht als überzeugend betrachtet werden, denn bei diesem operativen Eingriff konnten auch andere Bestandteile des Eierstockes verletzt werden. Dagegen ist es recht wahrscheinlich, daß dem Corpus luteum eine Rolle bei der Bildung der sog. Deciduen während der Schwangerschaft im Uterus zukommt. Diese Hypothese teilt auch Biedel (18) in seinem bereits erwähnten gedankenreichen Werke. Sehr wesentliche experimentelle Beiträge zu dieser Hypothese haben die Versuche von Leo Loeb (106—110) erbracht. Er hat hauptsächlich an Kaninchen und Meerschweinchen experimentiert. Es ist aus der morphologischen Embryologie wohl bekannt, daß gleich am Anfang der Schwangerschaft bestimmte Veränderungen in der Uterusschleimhaut stattfinden, die wir als Bildung der Deciduen bezeichnen. Nun drängt sich die Frage nach den Auslösungsmomenten dieses Prozesses auf. L. Loeb (106) hat nachgewiesen, daß bei Meerschweinchen Deciduen des Uterus in beliebiger Anzahl sich experimentell erzeugen lassen. Dazu ist weder eine vorhergegangene Befruchtung des Eies, noch ein Kontakt des Eies mit der Uterusschleimhaut nötig. Die Vorbedingung dazu ist die Kontinuitätstrennung der Schleimhaut. Daß der Kontakt des Eies mit der Schleimhaut nicht nötig ist, ergibt sich aus den Versuchen von L. Loeb (107), in denen die Tuben kurze Zeit nach der Kopulation unterbunden wurden. Trotz der Unterbindung der Eileiter — und in ihnen befindet sich zu dieser Zeit das in Entwicklung begriffene Ei — hat sich die Decidua im Uterus entwickelt, obschon also in diesem Fall das Ei die Uterusschleimhaut nicht berührt. Die weiteren Versuche von L. Loeb haben ergeben, daß die künstliche Bildung der Deciduen nur in Anwesenheit der Eierstöcke in Gang gesetzt werden kann. Die vorherige Exstirpation beider Ovarien verhindert die Bildung der künstlichen Deciduen.

Der Einfluß der Ovarien auf die Veränderungen in der Uterusschleimhaut während der Schwangerschaft unterliegt demnach keinem Zweifel. Ist aber dieser Einfluß von nervöser Natur, oder muß er auf die innere Sekretion des Eierstocks, resp. also auf Hormonenproduktion im Eierstock zurückgeführt werden?

Leo Loeb hat zur Ermittlung dieser Frage Stücke von Uterus in das subkutane Gewebe transplantiert. Falls die Transplantation 2—9 Tage nach der Ovulation vorgenommen wurde, bildete sich an den Schnittstellen ebenfalls Decidua, besonders wenn Autotransplantation durchgeführt wurde. Dieses Ergebnis lehrt, daß die Bildung der Deciduen nicht durch nervöse Vermittlung vom Eierstock ausgelöst wird, sondern daß wir es mit Hormonenbildung zu tun haben. Die Ovarien produzieren gewisse chemische Substanzen, welche zur Auslösung der Deciduabildung nötig sind. Dieser Prozeß kann auch dann in Gang gesetzt werden, wenn der Uterus nicht in normaler Nervenverbindung bleibt.

In seinen späteren Arbeiten hat L. Loeb (109, 110) noch die Frage diskutiert, in welchem Bestandteile des Eierstockes die Produktion dieser Hormonenart stattfindet. Gründliche Erwägungen

haben den genannten Autor zu dem Schluß geführt, daß dieser Einfluß des Eierstockes vom Corpus luteum desselben ausgeübt wird. Das schließt L. Loeb aus Versuchen, in welchen nur die Corpora lutea entfernt oder die Exstirpation der Ovarien unmittelbar nach der Ovulation, also bevor das Corpus luteum sich entwickelte, ausgeführt wurde. In diesen Fällen hat sich die Decidua nicht entwickelt. Aus diesen Versuchen geht hervor, daß, wenn Produkte des Corpus luteum nicht ins Blut gelangt sind, auch die Deciduabildung nicht stattfindet.

Den Einfluß, welchen das Corpus luteum auf den Uterus ausübt, stellt sich L. Loeb auf Grund seiner Versuche als eine Sensitivierung der Uterusschleimhaut vor. Die sensitivierte Uterusschleimhaut vermag sodann auf den mechanischen Reiz (operativer Eingriff oder Einfluß des sich entwickelnden Embryos) zu reagieren und diese Reaktion äußert sich in der Bildung von Deciduen.

Von Prenant (135b) wurde weiter die Ansicht vertreten, daß die weitere Aufgabe des Corpus luteum in einer Hemmung der Ovarialtätigkeit, besonders aber in der Verhinderung der Ovulation während der Schwangerschaft besteht.

Auf Grund der bisherigen Forschungen können wir dem Corpus luteum eine Bedeutung bei Auslösung der Menstruationsprozesse nicht zuschreiben, wohl aber kann die Einwirkung seiner Hormone bei der Deciduabildung von Einfluß sein.

Durch Exklusion kommen wir also zu dem Schluß, daß die Menstruationsprozesse, welche weder durch den Follikelapparat des Eierstocks noch durch das Corpus luteum desselben inauguriert sind, auf die Hormonenproduktion von seiten der Interstitialdrüse des Ovariums zurückgeführt werden müssen.

Zusammenfassung.

Zum Schluß dieses Kapitels möchte ich noch kurz die bisherigen Versuchsergebnisse über den Einfluß des Eierstockes auf den Organismus, resp. seine sekundären Geschlechtscharaktere zusammenfassen:

1) Bei den niederen Tieren besteht eigentlich zwischen dem Eierstock und der Morphogenese der sekundären Geschlechtscharaktere kein direkter kausaler Zusammenhang. Die beiden morphogenetischen Vorgänge, d. i. die Differenzierung der Geschlechtsdrüse und der sekundären morphologischen und physiologischen Charaktere ist durch die gemeinsamen in den ersten ontogenetischen Stadien sich abspielenden Faktoren bedingt. Die bei der Besprechung der Physiologie des männlichen Zeugungsapparates erörterte Hypothese von Giard-Smith kann auch für das weibliche Geschlecht Anwendung finden.

2) Bei den höheren Tieren hat die weibliche Geschlechtsdrüse für die Ausgestaltung der sekundären Geschlechtsmerkmale eine größere Bedeutung. Obschon die erste Anlage des Geschlechtsapparates und gewisser äußerer sekundärer Merkmale von der Wirkung des Ovariums unabhängig ist, so muß doch der Funktion des Eierstocks eine Rolle bei der definitiven Ausgestaltung und der Erhaltung im normalen, wohlentwickelten Zustande zugeschrieben werden.

3) Die Wirkung des Ovariums wird als die einer Drüse mit innerer Sekretion aufgefaßt, welche ihre Stoffe an das Blut abgibt und durch dieses ohne Mitwirkung des Nervensystems den Organismus beeinflußt.

4) Dieser Einfluß äußert sich a) in der formativen definitiven Ausgestaltung der sekundären morphologischen Geschlechtsmerkmale, b) in der Regulierung des Stoffwechsels, resp. der Oxydationsvorgänge, c) in der Auslösung der physiologischen Geschlechtscharaktere und zwar der Menstruation und der Deciduenbildung.

5) Diejenigen Hormone, welche zur Menstruationsauslösung nötig sind, werden wahrscheinlich von der Interstitialdrüse des Eierstocks produziert, die Hormone, welche bei der Deciduabildung wirksam sind, entstehen im Corpus luteum.

Literatur.

(Kap. IV D—E.) Geschlechtstätigkeit der männlichen und weiblichen Individuen.

1. **Aders, W.**, *Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Cölenteraten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 72 (1903).*

2. **Adolphi, H.**, *Die Spermatozoen der Säugetiere schwimmen gegen den Strom. Anat. Anz., Bd. 26 (1905).*

3. — *Ueber das Verhalten von Wirbeltierspermatozoen in strömenden Flüssigkeiten. Ebenda, Bd. 28 (1906).*

4. — *Ueber das Verhalten von Schlangenspermien in strömenden Flüssigkeiten. Ebenda, Bd. 29 (1907).*

5. **Altmann, R.**, *Ueber Nukleinsäure. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Physiol. Abt.), Jahrg. 1889.*

6. **Ballowitz, E.**, *Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktilen Elemente. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 32 (1888).*

7. — *Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktilen Elemente. Die Spermatozoen der Insekten (I. Coleopteren). Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 52 (1890).*

8. — *Fibrilläre Struktur und Kontraktilität. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 46 (1890).*

9. — *Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugetierspermatozoen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 52 (1891).*

9a. **van Bambeke**, *Contribution à l'histoire de la constitution de l'oeuf. II. Élimination des éléments nucléaires dans l'oeuf ovarien de Scorpaena scrofa. Arch. de Biol., T. 13 (1895).*

10. **Barfurth, D.**, *Versuche über die parthenogenetische Furchung des Hühnereies. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2 (1895).*

11. **Baudrimont** et **Saint-Ange, Martin**, *Recherches sur les phénomènes chimiques de l'évolution embryonaire des oiseaux et des batraciens. Ann. de Chim. et de Phys., T. 21 (1847).*

12. **Becker**, *Der männliche Kastrat mit besonderer Berücksichtigung seines Knochensystems. Inaug.-Diss. Freiburg 1898.*

13. — *Ueber das Knochensystem eines Kastraten. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Anat. Abt.), 1899.*

14. **Benda, C.**, *Die Mitochondria. Ergeb. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 12 (1903).*

15. **Benecke, B.**, *Ueber Reifung und Befruchtung des Eies bei den Fledermäusen. Zool. Anz., Bd. 2 (1879).*

16. **Białaszewicz, K.**, *Untersuchungen über die osmotischen Verhältnisse bei der Entwicklung der Hühner- und Froschembryonen. Vorl. Mitt. Bull. intern. de l'Ac. d. Sc. d. Cracovie, 1912.*

17. — *Ueber das Verhalten des osmotischen Druckes während der Entwicklung der Wirbeltierembryonen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 34 (1912).*

18. **Biedel, A.**, *Innere Sekretion, ihre physiologischen Grundlagen und ihre Bedeutung für die Pathologie, Berlin-Wien 1910.*

19. **Birnbaum, R.**, *Ovarium und innere Sekretion. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 8 (1908).*

20. ***Bischoff,*** *Beweis der von der Begattung unabhängigen periodischen Reifung und Loslösung der Eier der Säugetiere und des Menschen, Gießen 1844.*
21. **Bouin, P.** *et* **Ancel, P.**, *Recherches sur les cellules interstitielles du testicule des Mammifères. Arch. de Zool. expér. et gén., T. 1 (1903).*
22. — — *La glande interstitielle et son rôle sur l'organisme. Compt. rend. Soc. d. Biol., T. 55 (1903).*
23. — — *Recherches sur l'hypertrophie expérimentale de la glande interstitielle du testicule. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, 1903.*
24. — — *La glande interstitielle a seule, dans le testicule, une action générale sur l'organisme. Ebenda, T. 138 (1904).*
25. — — *L'apparition des charactères sexuels secondaires et sous la dépendance de la glande interstitielle. Ebenda.*
26. — — *Sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires et de l'instinct sexuel. Ebenda.*
27. — — *Sur la ligature du canal déférent chez les animaux jeunes. Ebenda.*
28. — — *Rôle de la glande interstitielle chez l'embryon, les sujets jeunes et âgés, ses variations fonctionelles. Journ. de Physiol. et Pathol. gén., 1904.*
29. — — *La glande interstitielle du testicule et la défense de l'organisme. II Hypertrophie ou atrophie partielle de la glande interstitielle dans certaines conditions expérimentales. Compt. rend. Soc. d. Biol., 1905.*
30. — — *Sur l'effet des injections d'extrait de glande interstitielle du testicule sur la croissance. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, 1906.*
31. — — *Rut et corps jaune de la chienne. Compt. rend. Soc. d. Biol., T. 65 (1908).*
32. — — *Sur la fonction du corps jaune (3e note préliminaire) Action du corps jaune vrai sur la glande mammaire. Ebenda, T. 66 (1909).*
33. **Boveri, T.**, *Ueber partielle Befruchtung. Sitz.-ber. d. Ges. f. Morph. u, Physiol. in München, Bd. 4 (1888).*
34. — *Polarität der Oocyte. Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus. Zool. Jahrb., Bd. 14 (1901).*
35. **Broesike, G.**, *Ueber die Entleerung und Beschaffenheit der menschlichen Samenflüssigkeit. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 78 (1911).*
36. **Bruchmann, H.**, *Von der Chemotaxis der Lycopodium-Spermatozoiden. Flora, Bd. 99 (1909).*
37. **Buller, R.**, *Contributions to our knowledge of the physiology of the spermatozoa of Terns. Ann. of Bot., Vol. 14 (1900).*
38. — *Is chemotaxis a factor in the fertilization of the eggs of animals? Quart. Journ. of microsc. Sc., Vol. 46 (1902).*
39. **Bunge, G.**, *Ueber die Assimilation des Eisens. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 9.*
40. **Burian, R.**, *Chemie der Spermatozoen. I. Ergeb. d. Physiol., 3. Jahrg., 1904. (In diesem Sammelreferat ist auch die Literatur über die Chemie der Spermatozoen zu finden.)*
41. — *Chemie der Spermatozoen. II. Ebenda, 5. Jahrg., 1906. (In diesem Sammelreferat ist auch die Literatur über die Chemie der Spermatozoen zu finden.)*
42. **Calkins, G. N.**, *The Protozoa, New York-London 1901.*
43. **Camus, L.**, *Recherches expérimentales sur une agglutinine produite par la glande de l'albumen chez l'Helix pomatia. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris, T. 129 (1899).*
44. — *et* **Gley, E.**, *Action coagulante du liquide de la prostate externe du hérisson sur le contenu des vésicules séminales. Ebenda, T. 128 (1899).*
45. — — *Action du liquide prostatique du myopotame sur le produit de la sécrétion des vésicules séminales. Compt. rend. heb. d. Sc. et Mém. de la Soc. de Biol., Ann. 1900.*
46. — — *Sur quelques propriétés et réactions du liquide de la prostate interne du hérisson. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris, T. 131 (1901).*
47. — — *Action du liquide de la prostate externe du hérisson sur le liquide des vésicules séminales: nature de cette action. Ebenda.*
48. **Cohn, F.**, *Ueber das Corpus luteum und den atresischen Follikel des Menschen und deren cystische Derivate. Arch. f. Gynäk., Bd. 87 (1909).*
49. — *Zur Histologie und Histogenese des Corpus luteum und des interstitiellen Ovarialgewebes. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 62 (1903).*
50. **Cunningham, J. T.**, *The heredity of secondary sexual characters. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 26 (1908).*
51. **Devitz, J.**, *Ueber Gesetzmäßigkeit in der Ortsveränderung der Spermatozoen und in der Vereinigung derselben mit dem Ei. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 38 (1886).*
52. **Doflein, F.**, *Lehrbuch der Protozoenkunde, 3. Aufl. Jena, Fischer, 1911.*

53. **Dubuisson, H.**, *Contribution à l'étude du vitellus. Arch. de Zool. exp. et gén., 4. Sér. T. 5 (1906).*
54. **v. Dungern, E.**, *Neue Versuche zur Physiologie der Befruchtung. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 1 (1902).*
55. — *Noch etwas über die Befruchtung der Königin. Eichst. Bienenzeit, Bd. 1 (1845).*
56. **Dzierzon, J.**, *Bestimmung und Bestimmungslosigkeit der Drohnen. Ebenda, 1846.*
56a. **Disselhorst**, *Die akzessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Menschen, Wiesbaden 1897.*
57. **Engelmann**, *Ueber die Flimmerbewegung. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 4 (1868).*
58. **Erhard, H.**, *Studien über Flimmerzellen. Arch. f. Zellf., Bd. 4 (1910).*
58a. **Foges, A.**, *Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 93 (1902).*
59. **Fränkel, L.**, *Versuche über den Einfluß der Ovarien auf die Insertion des Eies. Verhandl. d. Deutsch. Ges. f. Gynäk., Bd. 9 (1901).*
60. — *Die Funktion des Corpus luteum. Arch. f. Gynäk., Bd. 68 (1903).*
61. **Giard, A.**, *De l'influence de certains parasites Rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leur hôte. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris, T. 103 (1886).*
62. — *La castration parasitaire. Bull. Sc. Dép. Nord (2), Année 10, T. 18 (1887).*
63. — *Sur la castration parasitaire chez les genres Palaemon et Hippolyte. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris, T. 106 (1888).*
64. — *Sur la castration parasitaire du Lychnis dioica par l'Ustilago antherarium. Ebenda, T. 107 (1888).*
65. — *Sur la castration parasitaire des Typhocyba par une larve de Hyménoptère et par une larve de Diptère. Ebenda, T. 109 (1889).*
66. — *Comment la castration agit-elle sur les caractères sexuels secondaires. Compt. rend. de la Soc. Biol. Paris, T. 56 (1904).*
67. **Glass**, *Ein Versuch mit Transplantation eines ganzen menschlichen Ovariums. Med. Rec., 1899.*
68. **Godlewski, E.** *(jun.), Wielokrotna karyokineza w gruczole obojnaczym ślimaka Helix Pomatia. Rozpr. Ak. Um. w Krakowie, T. 33 (1897). Dasselbe deutsch: Ueber mehrfache bipolare Mitose bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Anz. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, 1897.*
69. **Golz, F.**, *und* **Fresberg**, *Ueber gefäßerweiternde Nerven. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 9.*
69a. **Gruber, A.**, *Untersuchungen einiger Organe eines Kastraten. Arch. f. Anat. u. Physiol., Jahrg. 1847.*
70. **Gurwitsch, A.**, *Morphologie und Biologie der Zelle, Jena, Fischer, 1904.*
71. **Halban, J.**, *Ovarium und Menstruation. Verhandl. d. Deutsch. Ges. f. Gynäk., Bd. 9 (1901).*
72. — *Ueber den Einfluß der Ovarien auf die Entwicklung des Genitale. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäk., Bd. 12 (1901).*
73. — *Ovarium und Menstruation. Eine experimentelle Studie. Sitz.-ber. d. k. k. Akad. in Wien, Bd. 110 (1902), 3. Kl.*
74. **Hamburger, H. J.**, *Osmotischer Druck und Ionenlehre in den medizinischen Wissenschaften, Wiesbaden, Bergmann, 1902.*
74a. **Harms, W.**, *Ueber Degeneration und Regeneration der Daumenschwielen und -drüsen bei Rana fusca. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 128 (1909).*
74b. — *Hoden- und Ovarialinjektionen bei Rana fusca. Kastraten. Ebenda, Bd. 133 (1910).*
75. **Henriques, V.**, *und* **Hansen, C.**, *Ueber den Uebergang des Nahrungsfettes in das Hühnerei und über die Fettsäure des Lecithins. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 14 (1903).*
75a. **Hensen**, *Physiologie der Zeugung. Hermanns Handbuch der Physiologie.*
76. **Herbst, C.**, *Formative Reize in der tierischen Ontogenese, Leipzig, Engelman, 1901.*
77. — *Vererbungstudien. I. Ein Plan zu rationellen Studien über Vererbungserscheinungen. II. Ueber den Einfluß der Temperatur auf die Ausbildung der Seeigelbastarde. III. Ist die „Schädigung" eines der beiden Sexualprodukte von Einfluß auf das Hervortreten der väterlichen oder mütterlichen Charaktere? Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 21 (1906).*
77a. **Herlitzka, A.**, *Sul trapiantamento dei testicoli. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 9 (1900).*
78. **Hertwig, O.** *und* **R.**, *Ueber die Befruchtungs- und Teilungsvorgänge des tierischen Eies, Jena 1887.*
78a. **Ihm, E.**, *Die Bedeutung des Corpus luteum. Monatschr. f. Geburtsh. u. Gynäk., Bd. 21 (1905).*
79. **Iwanow, E.**, *Ueber die physiologische Rolle der akzessorischen Geschlechtsdrüsen der Säugetiere an der Hand der Beobachtungen der Biologie der Spermatozoen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 77 (1911).*

80. **Jörgensen, M.**, *Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Syconen). Arch. f. Zellf., Bd. 4 (1910).*
81. **Julin**, *La castration parasitaire et ses conséquences biologiques chez les animaux et les végétaux. Rev. gén. d. Sc., 1894.*
82. **Kastle, J.**, *and* **Loevenhardt, A.**, *On lipase the fat splitting enzyme and the reversibility of its action. Amer. Chem. Journ., Vol. 24 (1900).*
83. **Kellogg, V. J.**, *Influence of the primary reproductive organs on the secondary sexual characters. Journ. of exp. Zool., Vol. 1 (1904).*
84. **Kleinert, M.**, *Die Spermatogenese von Helix nemoralis und hortensis. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 45 (1909).*
85. **Knauer, E.**, *Die Ovarientransplantation. Experimentelle Studie. Arch. f. Gynäk., Bd. 60 (1900).*
86. **Koepe, H.**, *Die Volumensänderungen roter Blutscheiben in Salzlösungen. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Physiol. Abt.), 1899.*
87. **Kopeć, S.**, *Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen. Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie, 1908.*
88. — *Ueber morphologische und physiologische Folgen der Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Ebenda, 1910.*
89. — *Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 33 (1911).*
90. **Korschelt, E.**, *Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. (Anat. Abt.), Bd. 3 (1889).*
91. — *und* **Heider**, *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena, Fischer, 1902—1910.*
92. **Kossel, A.**, *Ueber die basischen Stoffe des Zellkerns. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 22 (1896).*
93. — *Weitere Mitteilungen über die Protamine. Ebenda, 1898.*
94. — *Ueber die Nukleinsäure. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1893.*
95. — *und* **Mathews, A.**, *Zur Kenntnis der Trypsinwirkung. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 25 (1898).*
96. **Kostanecki, K.**, *Die Befruchtung des Eies von Myzostoma glabrum. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 51.*
96a. **Kraft, H.**, *Zur Physiologie des Flimmerepithels bei Wirbeltieren. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 47 (1890).*
97. **Lau, H.**, *Die parthenogenetische Furchung des Hühnereies. Inaug.-Diss. Dorpat, 1894.*
98. **Lang, A.**, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, Jena, Fischer, 1901.*
99. **Leopold, G.**, *und* **Mironoff**, *Beiträge zur Lehre von der Menstruation und Ovulation. Arch. f. Gynäk., Bd. 45 (1895).*
100. **Liebermann, L.**, *Embryo-chemische Untersuchungen. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 43 (1888).*
101. **Lindfross, B.**, *Ueber die Chemotaxis der Equisetum-Spermatozoiden. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 23 (1905).*
101a. **Lode, A.**, *Zur Transplantation der Hoden bei Hähnen. Wien. klin. Wochenschr., 1895.*
102. **Loeb, J.**, *Ueber den chemischen Charakter des Befruchtungsvorganges und seine Bedeutung für die Theorie der Lebenserscheinungen. Vorträge u. Aufsätze über Entw.-Mech., H. 2, 1908.*
103. — *Ueber Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei (Asterias Forbesii) und deren Bedeutung für die Theorie der Befruchtung. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 93 (1902).*
104. — *and* **Lewis, W.**, *On the prolongation of the life of the unfertilized eggs of the Sea-urchins by potassium-cyanide. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 6 (1902).*
105. **Loeb, L.**, *Ueber hypertrophische Vorgänge bei der Follikelatresie nebst Bemerkungen über die Oocyten in den Marksträngen und über Teilungserscheinungen am Ei im Ovarium des Meerschweinchens. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 65 (1905).*
106. — *The production of the deciduomata and relation between the ovaries and the formation of the decidua. Journ. Amer. Med. Assoc., Vol. 50 (1908).*
107. — *Beiträge zur Analyse des Gewebewachstums. III. Die Erzeugung der Deciduen in dem Uterus des Kaninchens. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 27 (1909).*
108. — *Zur Analyse der Wachstumsbedingungen des mütterlichen Teiles der Placenta beim Kaninchen. Ebenda.*
109. — *The experimental production of the maternal placenta and the function of the Corpus luteum. Journ. Amer. Med. Assoc., Vol. 53 (1909).*
110. — *The Function of the corpus luteum, the experimental production of the maternal placenta and the mechanism of the sexual cycle in the female organism. Med. Record, 1910.*

110 a. **Löw, A.**, *Die Chemotaxis der Spermatozoen im weiblichen Genitaltraktus. Sitz.-ber. d. k. k. Akad. d. Wiss. in Wien, 3. Kl., Bd. 111 (1902).*
111. **Loewy, A.**, *Neue Untersuchungen zur Physiologie der Geschlechtsorgane. Ergeb. d. Physiol., 1903.*
112. — *und* **Richter**, *Zur wissenschaftlichen Begründung der Organotherapie. Berl. klin. Wochenschr., 1899.*
113. — — *Sexualfunktion und Stoffwechsel. Arch. f. Anat. u. Physiol., Suppl., 1899.*
114. — — *Zur Frage nach dem Einfluß der Kastration auf den Stoffwechsel. Physiol. Ctbl., 1902.*
114 a. **Lott, G.**, *Zur Anatomie und Physiologie der Cervix uteri, 1872.*
115. **Mally, R.**, *Ueber die Dotterpigmente. Monatsschr. f. Chem., Bd. 2 (1881).*
116. **Massart, J.**, *Sur la pénétration des spermatozoides dans l'oeuf de la Grenouille. Bull. de l'Acad. R. de Belg., 3. Sér., T. 18 (1889).*
117. **Mathews, A.**, *Zur Chemie der Spermatozoen. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 18 (1894).*
118. **Meisenheimer, J.**, *Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung, Jena 1909.*
119. — *Ueber die Wirkung von Hoden und Ovarialsubstanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des Frosches. Zool. Anz., Bd. 38 (1911).*
120. — *Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung, Jena, Fischer, 1912.*
121. **Meves, F.**, *Struktur und Histogenese der Spermien. Ergeb. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 11 (1901).*
122. **Miescher, F.**, *Physiologisch-chemische Untersuchungen über die Lachsmilch. Herausgegeben von O. Schmiedeberg. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharm., Bd. 37 (1896).*
123. — *Die Spermatozoen einiger Wirbeltiere. Ein Beitrag zur Histochemie. Verhandl. d. Naturf. Ges. in Basel, Bd. 6 (1874).*
124. — *Das Protamin eine neue organische Basis aus den Samenfäden des Rheinlachses. Ber. d. Deutsch. Chem. Ges., Bd. 7 (1874).*
125. **Moleschott, J.**, *et* **Ricetti, J.**, *Note sur un moyen pour raviver le mouvement spermatozoide des Mammifères. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris, T. 40 (1855).*
126. **Morris**, *Bemerkungen über Eierstockeinpflanzung. Ctbl. f. Gynäk., 1902.*
127. **Nagel, W. A.**, *Ueber Kontraktilität und Reizbarkeit des Samenleiters. I. u. II. Mitteil. Arch. f. Anat. u. Physiol., Jahrg. 1905, Suppl.-Bd.*
128. **Neumann, A.**, *Zur Kenntnis der Nukleinsubstanzen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., Jahrg. 1898.*
129. **Nussbaum, M.**, *Innere Sekretion und Nerveneinfluß. Ergeb. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 15 (1906).*
129 a. — *Hoden und Brunstorgane des braunen Landfrosches. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 126 (1909).*
130. **Oudemans, J. Th.**, *Falter aus kastrierten Raupen, wie sie aussehen und wie sie sich benehmen. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 12 (1899).*
131. **Parke, J. L.**, *Ueber die chemische Konstitution des Eidotters. Med.-chem. Unters., 1867.*
132. **Pfeffer, W.**, *Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen, Bd. 1 (1884).*
133. — *Pflanzenphysiologie, Leipzig, Bd. 2 (1904).*
134. **Pfister**, *Veränderungen des Froscheies und Eierstockes unter dem Einfluß eines Entzündung erregenden Agens. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 52 (1898).*
135. **Pflüger, E.**, *Ueber die Bedeutung und Ursache der Menstruation, Berlin 1865.*
135 a. — *Ob die Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere vom Nervensystem abhängt? Arch. f. ges. Physiol., Bd. 116 (1907).*
135 b. **Prenant, A.**, *De la valeur morphologique du corps jaune son action physiologique et therapeutique possible. Rev. gen. 1898.*
136. **Pütter, A.**, *Die Flimmerbewegung. Ergeb. d. Physiol., Jahrg. 2, Abt. 2 (1903).*
137. **Riddle, O.**, *On the Formation Significance and Chemistry of the White and Yellow Yolk of Ova. Journ. of Morph., Vol. 22 (1911).*
138. **Rörig, A.**, *Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproduktionsorganen der Cerviden und der Geweihbildung derselben? Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 8 (1899).*
139. — *Ueber Geweihentwicklung und Geweihbildung. II. Abschn. Die normale Geweihentwicklung und Geweihbildung in morphologischer und physiologischer Hinsicht. Ebenda, Bd. 11 (1901).*
140. — *Ueber Geweihentwicklung und Geweihbildung. IV. Abschn. Abnorme Geweihbildung und ihre Ursachen. Ebenda.*
141. **Roth**, *Ueber das Verhalten beweglicher Mikroorganismen in strömender Flüssigkeit. Deutsch. med. Wochenschr., 1893.*

142. **Rothert, W.**, *Beobachtungen und die Betrachtungen über die taktischen Reizerscheinungen. Flora, Bd. 88 (1901).*

143. **Schmiedeberg, O.**, *Ueber die Nukleinsäure aus der Lachsmilch. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharm., Bd. 43 (1900).*

144. **Schmidt, H.**, *Zur Kenntnis der Larvenentwicklung von Echinus microtuberculatus. Verhandl. d. Physiol.-med. Ges. Würzburg, 1904.*

144a. **Schneider, K.**, *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena 1902.*

145. **Schockaert**, *L'ovogenèse chez Thysanozoon Brooki. La Cellule, T. 18 (1901).*

146. **Schunck, C. A.**, *Die Xanthophyllgruppen in gelben Farbstoffen. Chem. Ctbl., 74. Jahrg., Bd. 2 (1903).*

146a. **Sellheim, H.**, *Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Beitr. zur Geburtsh. u. Gynäk., Bd. 1 (1898).*

146b. — *Kastration und Knochenwachstum. Ebenda, Bd. 2 (1899).*

146c. — *Kastration und sekundäre Geschlechtscharaktere. Ebenda, Bd. 5 (1901).*

147. **Shibata, K.**, *Studien über die Chemotaxis der Isoetes-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 41 (1905).*

148. — *Studien über die Chemotaxis der Salvinia-Spermatozoiden. Bot. Mag., Vol. 19 (1905).*

149. — *and* **Miyake, K.**, *Some observations on the physiology of Cycas-spermatozoids. Ebenda, Vol. 21 (1907).*

150. — *Untersuchungen über die Chemotaxis der Pteridophyten-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 49 (1911).*

151. **Smith, G.**, *Rhizocephala. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 29. Monogr., 1906.*

152. — *Studies in the experimental analysis of sex. (3, 4.) Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. 55 (1910).*

153. — *Studies in the experimental analysis of sex. 5. On the effects of testis-extract injections upon Fowls. Ebenda, Vol. 56 (1911).*

154. — *Studies in the experimental analysis of sex. 6. On the cause of the fluctuations in growth of the Fowl's comb. Ebenda, Vol. 57 (1911).*

155. — *Studies in the experimental analysis of sex. 7. Sexual changes in the blood and liver of Carcinus maenas. Ebenda, Vol. 57 (1911).*

156. **Sobotta, J.**, *Ueber die Entstehung des Corpus luteum der Säugetiere. Ergeb. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 11 (1901).*

156a. **Stamati, G.**, *Sur l'operation de la castration chez l'ecrevisse. Bull. Soc. Zool. Fr., Vol. 13 (1888).*

157. **Steinach, E.**, *Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane, insbesondere der akzessorischen Geschlechtsdrüsen. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 56 (1894).*

158. — *Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 24 (1910).*

159. — *Umstimmung des Geschlechtscharakters bei Säugetieren durch Austausch der Pubertätsdrüsen. Ebenda, Bd. 25 (1911).*

160. — *Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen in Tiere mit ausgeprägten weiblichen Geschlechtscharakteren. Eine Untersuchung über die Funktion und Bedeutung der Pupertätsdrüsen. Ebenda, Bd. 144 (1912).*

160a. **Stöhr**, *Lehrbuch der Histologie, Jena, Fischer.*

161. **Strasburger, E.**, *Ueber geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48 (1910).*

162. **Strassmann, P.**, *Beiträge zur Lehre von der Ovulation, Menstruation und Konzeption. Arch. f. Gynäk., Bd. 52 (1896).*

163. **van der Stricht**, *La formation des deux globules polaires dans l'oeuf de Thysanozoon. Arch. de Biol., T. 15 (1898).*

163a. **Tandler, J.**, *und* **Grosz, S.**, *Ueber den Einfluß der Kastration auf den Organismus. I. Beschreibung eines Eunuchenskelettes. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 27 (1909).*

163b. — — *Ueber den Einfluß der Kastration auf den Organismus. Ebenda, Bd. 30, Festb. für Roux, 1910.*

164. **Teichmann, E.**, *Ueber Furchung befruchteter Seeigeleier ohne Beteiligung des Spermatozoons. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 37 (1902).*

165. **Tichomiroff, A.**, *Chemische Studien über die Entwicklung der Insekteneier. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 9 (1885).*

165a. **Verworn, M.**, *Allgemeine Physiologie, 5. Aufl., Jena. Fischer, 1909.*

166. **Waldeyer, W.**, *Die Geschlechtszellen. Hertwigs Handb. d. vergl. Entw.-Gesch., Jena, Fischer, 1906.*

167. **Walker, G.**, *Beitrag zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Prostata, nebst Bemerkungen über den Vorgang der Ejakulation. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Anat. Abt.), 1899.*
168. **Walker, C. E.**, *The influence of the testis upon the secondary sexual characters of Fowls. Proc. R. Soc. Med. London, 1908.*
169. **Wohlgemuth, J.**, *Ueber den Sitz der Fermente im Hühnerei. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 44 (1905).*
170. **Worch, O.**, *Die Kastration und ihre Wirkungen auf den Organismus; der gegenwärtige Stand nach der Frage von der inneren Sekretion. Jahrb. f. Tierzucht, 4. Jahrg. (1909).*

F. Hermaphroditismus.

Im vorhergehenden haben wir uns mit solchen Geschlechtsformen befaßt, bei denen die männlichen und die weiblichen Geschlechtselemente von besonderen Individuen produziert werden. Man bezeichnet diesen Typus als Gonochorismus im Gegensatz zum Hermaphroditismus, unter welchem Terminus die Einrichtung verstanden wird, bei der die männlichen und die weiblichen Sexualelemente in einem und demselben Individuum gebildet werden. Der Hermaphroditismus kann, so wie der Gonochorismus, bei bestimmten Formen als Regel auftreten, und dann bezeichnet man diese Form als normalen Hermaphroditismus. Außerdem kann man sehr oft bei vielen tierischen Formen beobachten, daß auch solche Arten, die in der Regel geschlechtlich getrennt sind, als hermaphroditische Individuen erscheinen können; dieser als Mißbildung auftretende Hermaphroditismus heißt anormaler Hermaphroditismus. Endlich ist es in letzter Zeit gelungen, den Hermaphroditismus auf experimentellem Wege künstlich hervorzurufen, wie wir es oben an einigen Versuchen (p. 600 und 601) gesehen haben; diese Form also können wir künstlichen Hermaphroditismus nennen.

1. Normaler Hermaphroditismus.

Dieser tritt bei sehr vielen tierischen Formen auf, so daß schon mehrfach die Frage erörtert wurde, ob diese Geschlechtseinrichtung als primär und der Gonochorismus als sekundär aufzufassen ist, oder ob sich die Verhältnisse umgekehrt verhalten. Auf diese phylogenetische Frage werde ich hier nicht näher eingehen, ich möchte nur bemerken, daß eine Anzahl von Autoren in neuerer Zeit die Ansicht vertritt, daß der Hermaphroditismus aus dem Gonochorismus sekundär entstanden ist, und zwar, wie einige annehmen, bildeten den Ausgangspunkt weibliche Individuen, nach anderen wiederum die männlichen (vergl. in dieser Hinsicht Pelseneer, 26; Montgomery, 19; Wheeler, 31, 32; R. Hertwig, 16). Andere Forscher vertreten wiederum die Ansicht, daß der Hermaphroditismus im Tierreich primär ist und der Gonochorismus sich aus ihm erst ausgebildet hat[1]).

Die erste Frage, die sich bei der Betrachtung des Hermaphroditismus aufdrängt, ist die nach der Organisation der Produktions-

1) Wenke (30) schreibt darüber: „Hermaphroditismus ist demnach nicht immer ein Zeichen primitiver Natur, sondern die notwendige Folge der harmonischen Uebereinstimmung äußerer Lebensbedingungen und der Lebensweise der Tiere.“

stätte der Sexualelemente der beiden Geschlechter. Wir haben hier sehr verschiedenartige Einrichtungen, und als Beispiel können hier kurz die morphologischen Verhältnisse bei den Mollusken angeführt werden. Ich greife hier eben diese Gruppe heraus, da sich hier, wie PELSENEER (26) nachgewiesen hat, alle möglichen morphologischen Kombinationen finden.

PELSENEER (26) gibt nämlich folgendes an:

a) Die Produktion der Geschlechtselemente bei den Mollusken kann in einer Zwitterdrüse stattfinden, welche sich gleichsam in undifferenziertem Zustande befindet. In einer und derselben Drüse liegen die hermaphroditischen „Acini". In einem gonadalen Kanälchen werden die männlichen und die weiblichen Geschlechtselemente dicht beieinander produziert. Solche Verhältnisse wurden bei *Valvata*, bei einer ansehnlichen Anzahl von Tectibranchen (*Bulla*, *Aplysia*, *Umbrella*), fast bei der ganzen Pulmonatenordnung, endlich bei *Ostrea edulis* und *Stentina* konstatiert.

b) Die Produktion von Geschlechtselementen ist möglich in einer Zwitterdrüse mit getrenntgeschlechtlichen Tubuli, die aber noch nicht an verschiedene Regionen der Gonade verteilt sind. Diese Verhältnisse wurden bei verschiedenen Tectibranchen (*Lobiger*, *Pelta*), bei *Pleurobranchia, Tylodina* und *Nudibranchia* (mit Ausnahme von *Elysioidea*), bei Siphonarien bei *Cardium oblongum* festgestellt. In dieser Kategorie öffnen sich die weiblichen Tubuli in die männlichen und bei manchen Formen läßt sich bereits nachweisen, daß die einzelnen geschlechtlich einartigen Tubuli sich in Gruppen ordnen.

c) Einen weiteren Fall haben wir, wenn die Produktion der Geschlechtselemente in einer Zwitterdrüse verläuft, in welcher sich deutlich die weiblichen und männlichen Regionen nachweisen lassen. Solche Verhältnisse kommen bei *Pecten* und Cycladiden vor. Der Ausführungsgang ist einheitlich für die ganze Zwitterdrüse.

d) Endlich können sich an diesem Prozeß zwei besondere Drüsen beteiligen, d. i. eine weibliche und eine männliche Gonade, die in einem und demselben Individuum liegen. Jeder Drüse kommt ein besonderer Ausführgang zu, und zwar ein Samenstrang und ein Eileiter. Diese Kombination wurde bei den Poromyiden, bei *Entoconcha* (aus Gastropoden) und *Anatinacea* (aus Lamellibranchien) festgestellt.

Beispielsweise haben wir hier die morphologischen Verhältnisse an Mollusken besprochen, und können nur bemerken, daß die organisatorischen Einrichtungen bei anderen Tiergruppen sich auf einen der hier aufgezählten Typen zurückführen lassen.

Es muß hier noch auf den sogenannten funktionellen normalen Hermaphroditismus hingewiesen werden. Darunter versteht man eine solche Einrichtung, wo das Tier, je nach der Saison, in welcher es untersucht wird, nach der Struktur der Gonade als Männchen oder Weibchen erscheint. Dies ist nämlich so zu verstehen, daß bei solchen Tieren sich zuerst z. B. die weibliche Gonade entwickelt, welche eine Zeitlang Eier produziert. Sodann wird dieser Eierstock zurückgebildet und an seiner Stelle entwickelt sich der Hoden. Von dieser Zeit an funktioniert dasselbe Tier als Männchen. Zu dieser Erscheinung werden wir noch weiter unten zurückkehren.

Bei der Betrachtung der physiologischen Seite des Hermaphroditismus muß zuerst die Frage nach der Geschlechtsreife der beiden Apparate berücksichtigt werden. Bei vielen hermaphroditischen Typen tritt die Geschlechtsreife der weiblichen und der männlichen Gonaden resp. der beiden Gonadenteile gleichzeitig auf. Dadurch ist die Gelegenheit zur Selbstbefruchtung geboten, welche in der Tat bei vielen

Formen stattfindet. Die Selbstbefruchtung (Autogamie) wurde bei vielen Würmern festgestellt; wie sie verläuft, werden wir im Kapitel über die Systematik der Begattung sehen. Hier möchte ich mich auf die Bemerkung beschränken, daß bei Würmern mit segmentaler Struktur (Taeniae) die Selbstbefruchtung sich durch Kopulation zwischen zwei verschiedenen Segmenten eines und desselben Individuums vollziehen kann. Die Selbstbefruchtung wurde auch bei gewissen Schneckenarten wie *Limnea*, *Zonites cellaris* konstatiert.

Die Autogamie faßt man als Anpassungserscheinung an die Lebensbedingungen auf. Bei Formen, welche ein sessiles Leben führen, wie wir es bei parasitischem Leben infolge erschwerter Lokomotionsbedingungen finden, hat sich diese Form der Befruchtung ausgebildet. In Anbetracht dessen jedoch, daß die Autogamie als höchster Grad der Inzucht aufgefaßt werden muß und diese Art der Fortpflanzung bei den meisten Organismen, besonders auf längere Dauer, schädlich wirkt, ist auch unter denjenigen Hermaphroditen, bei denen beide Sorten von Geschlechtselementen gleichzeitig reifen, die Autogamie keineswegs als Regel zu betrachten. Im Gegenteil, ein großer Teil der Hermaphroditen ist zur Selbstbefruchtung nicht befähigt. Wir wissen z. B., daß unsere Gartenschnecken Zwitter sind. Ueber die Experimente mit diesem Material berichtet Lang (17): „Obschon ich nie daran gezweifelt habe, daß bei der Gattung *Helix* Selbstbefruchtung nicht vorkommt, habe ich doch eine Reihe diesbezüglicher Untersuchungen angestellt. Ich habe von den Arten *Helix pomatia*, *H. aspersa*, *H. arbustorum* einzelne, von den Arten *H. hortensis*, *H. nemoralis* und *H. sylvatica* je ziemlich zahlreiche Exemplare von Jugend auf, bei den günstigsten Bedingungen, in Einzelhaft gehalten, zum Teil bis zum Tode. Von diesen Einsiedlern lebten viele Exemplare mehrere Jahre im erwachsenen Zustande. Kein einziges dieser unbefruchteten Tiere hat je entwicklungsfähige Eier abgelegt. Dagegen habe ich konstatiert, daß unbefruchtete *Helix pomatia* und *aspersa* in der Tat Eier legten, die sich aber in keinem Falle entwickelten.“

Auch diejenigen Hermaphroditen, deren männliche und weibliche Gonaden gleichzeitig reif sind, die aber ihre Geschlechtselemente nach außen entleeren, so daß bei ihnen äußere Befruchtung stattfindet, sind nicht immer zur Autogamie befähigt. Ein klassisches Beispiel in dieser Hinsicht bildet die Tunicate *Ciona intestinalis*. Es war schon längst bekannt, daß bei *Ciona intestinalis* die künstliche Befruchtung der Eier durch einem anderen Individuum entnommenes Sperma immer gelingt. Man bekommt oft fast 100 Proz. befruchtete Eier; dagegen bleibt bei Verwendung von Sperma desselben Individuums die Befruchtung aus, wie dies Castle (5) zuerst nachgewiesen hat; ist das Experiment ganz rein angestellt, so wird in der Regel kein einziges Ei durch Autogamie befruchtet.

Von physiologischem Standpunkte ist die Frage nach den ursächlichen Momenten dieser Erscheinung von prinzipieller Bedeutung. Wir verdanken den schönen Arbeiten von Morgan (21 u. 22) eine genauere Erklärung dieser Erscheinung. Morgan (21) stellte zuerst eine ausgedehnte Reihe von Versuchen an, um zu ermitteln, ob durch den Einfluß äußerer Faktoren die Autogamie hier nicht veranlaßt werden könnte, und gelangte zu dem Ergebnis, daß besonders bei Behandlung der Geschlechtselemente mit Aether oder Alkohol die autogamische

Befruchtung gelingt. Die Deutung dieser Resultate erschien jedoch auf Grund seiner ersten Arbeit schwer. MORGAN unterzog alle hier in Betracht kommenden Möglichkeiten einer gründlichen Prüfung: Man könnte daran denken, daß die Autogamie deshalb nicht gelingt, weil das Kaliber der Poren in der Eimembran den Dimensionen des Spermatozoonkopfes nicht genau entspricht. Man könnte ferner an die Qualität der Oberflächenspannung des Eies als befruchtungsstörenden Faktor denken. Auch könnten die sekretorischen Momente von seiten des Eies, die sich hier repulsiv äußern, auf die Samenfäden vielleicht nicht genug reizend wirken. Aber bei näherer Prüfung erschienen alle diese Momente für die Interpretation der Erscheinung unzureichend und der Verfasser nahm in seiner ersten Arbeit (21, p. 175) an, daß vielleicht die Folgen der unmittelbaren Nachbarschaft von Samenstrang und Eileiter hier im Spiele sind. Es schien nämlich die Möglichkeit nicht ausgeschlossen zu sein, daß die Eier infolgedessen mit derselben Substanz gesättigt werden, so daß die Spermatozoen im Ruhezustand verharren. Nun können solche Eier auf die Samenfäden nicht stimulierend wirken. Man müßte hier weiter vermuten, daß Aether oder Alkohol diese Substanz aus den Geschlechtselementen auslaugt, entfernt und dadurch die Autogamie ermöglicht.

In seiner neuen Arbeit hat MORGAN (22) zuerst Transplantationsexperimente durchgeführt. Er wollte nämlich ermitteln, ob die Eier von *Ciona* die Immunität ihrem eigenen Sperma gegenüber einbüßen können, wenn sie temporär in den Körper eines anderen Individuums transplantiert werden. Es ergab sich, daß die Selbstimmunität nicht verloren geht. Auch erwarben die Eier keinerlei Immunität gegenüber dem Sperma des Wirtes. Die transplantierten Eier büßten nach 24 Stunden dauerndem Aufenthalt im Körper eines fremden Individuums ihre Befruchtungsfähigkeit ein, so daß sie nicht einmal durch fremdes Sperma zur Entwicklung angeregt werden konnten, erwarben hingegen die Fähigkeit der parthenogenetischen Entwicklung. Eine Versuchsserie mit Körpergeweben, mit denen die Eier von *Ciona* behandelt wurden, ergab, daß die Körpersäfte eines Individuums eine spezifische Wirkung auf das Sperma desselben Individuums nicht ausüben. Das Ausbleiben der Selbstbefruchtung kann demnach nicht auf den Einfluß verhindernder Substanzen zurückgeführt werden. MORGAN führte noch eine ganze Reihe von Versuchen aus (Entfernung der Follikelzellen, partielle Quetschung des Eies, teilweise Anästhesierung, Zusatz von Säuren und Alkalien, Aenderungen des osmotischen Druckes u. a.) und gelangte auf Grund dieser Experimente zu dem Schluß, „daß das Ei von *Ciona* seine Immunität dem eigenen Sperma gegenüber der Unfähigkeit des Spermas verdankt, im Ei eines und desselben Individuums die Reaktion hervorzurufen, welche zur Absorption des Spermatozoons führt“ (that leads to the absorption of the spermatozoon). Das Ausbleiben der Selbstbefruchtung beruht nicht auf Ausstoßung von Substanzen, welche die Aktivität des Spermas schädigen, sondern ist eine spezifische Reaktion, die an der Oberfläche des Eies selbst eintritt oder ausbleibt. Der Forscher bemerkt weiter, daß die gewöhnliche Befruchtung im Falle eingeschlechtlicher Tiere gleichfalls nicht darauf zu beruhen scheint, daß „das Spermatozoon sich seinen Weg in das Ei bohrt, sondern auf einer Reaktion zwischen dem Ei und dem Sperma“.

In Anbetracht dessen, daß die Autogamie nur verhältnismäßig

selten im Tierreiche stattfindet, vermehren sich die Hermaphroditen in der Weise, daß sie miteinander kopulieren, wobei sie sich gegenseitig befruchten. Bei einem solchen Begattungsakt, wie wir ihn z. B. bei Hirudineen kennen lernen werden, oder wie er bei den Schnecken, unserer Weinbergschnecke, vorkommt, funktioniert jedes Individuum gleichzeitig als Weibchen und Männchen, jedes Individuum befruchtet und wird gleichzeitig von seinem Partner befruchtet.

Sehr verbreitet ist in der Natur die Einrichtung, daß die Geschlechtsreife der weiblichen und der männlichen Gonaden in den Hermaphroditen nicht gleichzeitig auftritt. Es reifen entweder die weiblichen Geschlechtselemente vorher, und dieser Hermaphroditismus wird als Protogynäcie bezeichnet, oder die männlichen Gonaden, und dann sprechen wir von Protandrie. Protogynäcie kommt nur selten in der Natur vor. Sehr häufig dagegen ist der protandrische Hermaphroditismus. Bei der Protogynäcie oder Protandrie findet selbstverständlich nicht wechselseitige Begattung statt, sondern einer von den an der Begattung teilnehmenden Partnern funktioniert als männliches, der andere als weibliches Individuum [1]).

Es ist hier weiter zu beachten, daß gewisse Formen nicht ihr ganzes Leben hindurch als hermaphroditische Individuen funktionieren (funktioneller Hermaphroditismus), sondern daß diese Verhältnisse auch in einem und demselben Individuum wechseln können. Diese Tatsache hat zuerst GIARD bei Isopoden, Epicariden festgestellt (vgl. Kapitel über Begattung). Ich stütze mich ferner hier auf WHEELERS (31) Theorie der sukzessiven Sexualphasen bei dem parasitischen Wurm *Myzostoma*, welcher an den Crinoiden, namentlich an *Antedon* parasitiert. Nun ist es den Forschern, welche bei *Myzostoma* die Geschlechtsverhältnisse untersuchten, aufgefallen, daß man in dem Wurm nicht immer Sexualelemente beider Arten findet.

Die Untersuchungen von NANSEN (23, 24) und von BEARD (1) ergaben, daß man öfters Individuen begegnet, in denen sich einzig und allein männliche Geschlechtselemente nachweisen lassen. Der letztgenannte Forscher (2, 3) führt es auf das Vorhandensein sogenannter komplementärer Männchen zurück, d. i. solcher männlichen Individuen,

1) WHEELER (31) stellt in seiner Arbeit diejenigen Formen zusammen, welche sich durch diese Asynchronie der Geschlechtsreife in den Gonaden resp. Gonadenteilen des hermaphroditischen Geschlechtsapparates auszeichnen. Die Formen mit protandrischem Hermaphroditismus sind:

Porifera: *Spongilla, Aplysilla.*

Cnidaria: *Hydra.*

Platyhelminthes. Acoela: *Convoluta;* Rhabdocoela: *Graffilla, Promesostoma, Macrostoma, Stenostoma;* Tricladidea: *Bipalium;* Polycladidea, Trematoda, Cestoda: *Solenophorus,* Nemertini: *Prorhynchus, Tetrastemma, Stichostemma.*

Nematoda: *Allantonema, Filaria.*

Annelida. Polychaeta: *Ophryotrocha;* Myzostomidae: *Myzostoma.*

Mollusca: *Limnaeus, Agriolimax agrestis* und *melanocephalus, Cymbulia, Cymbuliopsis, Desmopterus papilio, Clione limacina, Clio striata, Lobiger, Eolis, Elysia, Entoconcha, Neomenia, Solenopus, Ostrea edulis.*

Echinodermata: *Asterina gibbosa, Synapta, Anapta, Chirodota, Amphiura squamata.*

Crustacea. Cymothoidae: *Nerocila, Cymotoa, Anilocra;* Cryptoniscidae.

Chordata: *Myxine glutinosa, Chrysophrys.*

Die Formen mit protogynäcischem Hermaphroditismus sind verhältnismäßig seltener: sie wurden festgestellt bei Turbellarien: *Microstoma lineare,* bei Pulmonaten: *Limax maximus, Malacolimax tenellus, Agriolimax laevis* und unter den Tunicaten bei *Salpa.*

welche nur in gewissen Perioden in der Art, wie man sie sonst als hermaphroditischen Organismus findet, auftreten. WHEELER (31) kommt auf Grund seiner eigenen diesbezüglichen an *Myzostoma cirriferum, glabrum* und *pulvinar* ausgeführten Studien zu dem Ergebnis, daß die Geschlechtsverhältnisse bei *Myzostoma* sich im Laufe des Lebens ändern. Bei ganz jungen Tieren erscheint die Gonade indifferent. Diesen Zustand bezeichnet WHEELER als Phase der sexuellen Neutralität. Sodann beginnt in der Gonade eine rasche Vermehrung der Elemente, in denen man bereits Spermatogonien und Ovogonien unterscheiden kann. Die spermatogenetischen Vorgänge schreiten jedoch rascher als die ovogenetischen fort, so daß die männlichen reifen Geschlechtselemente zuerst zur Reife gelangen. Diese Phase beginnt mit dem Erscheinen der ersten reifen Samenfäden, dauert bis zum Moment der Produktion der ersten Eier und wird protandrische Periode genannt. Das Individuum funktioniert jetzt also nur als Männchen.

Der Beginn der Eiproduktion sistiert indessen die Produktion der Spermatozoen nicht. Jetzt haben wir also die Phase des echten funktionellen Hermaphroditismus, welche auch Androgynäcie genannt wird. In dieser Periode produziert die Gonade gleichzeitig Eier und Spermatozoen. Diese Phase dauert so lange, bis die reifen Spermatozoen verschwinden. In dieser Geschlechtsperiode kann, wie mir Prof. v. KOSTANECKI, der über die Befruchtung bei *Myzostoma* viel arbeitete, mündlich mitteilte, die Selbstbefruchtung stattfinden: Die künstliche Befruchtung gelingt mit den Elementen, welche demselben Individuum entnommen werden. Nach einer gewissen Zeit hört die Produktion der Samenfäden auf. Trotzdem funktioniert die Gonade weiter, doch beschränkt sich diese Funktion nur auf die Bildung der Eier, und diese letzte Phase des Geschlechtslebens der Myzostomiden wird von WHEELER als hysterogynäcische Periode bezeichnet.

Die Untersuchungsresultate WHEELERS wurden später von BEARD (2, 3) bestritten, welcher seine frühere Anschauung über komplementäre Männchen [1]) aufrecht zu erhalten sucht. Neuerdings hat sich COVENTRY (7) mehr für die Richtigkeit der WHEELERschen Darstellung erklärt, obschon er das Vorhandensein von Zwergmännchen annimmt.

Die Myzostomiden bilden übrigens nicht das einzige Beispiel wechselnder Geschlechtsqualität. So gibt z. B. MORGAN (20) an, daß Seesterne, *Asterina gibbosa*, in Roscoff ein oder zwei Jahre lang als Männchen funktionieren und sodann weiblich werden. In Banyuls sollen sie zuerst männlich sein und erst dann weiblich werden; in Neapel hingegen sind die Individuen von *Asterina gibbosa* entweder ihr ganzes Leben hindurch männlich oder weiblich oder sogar hermaphroditisch, oder aber hat das Geschlecht wie an anderen Arten nur transitorischen Charakter, so daß dort auch Geschlechtswechsel möglich ist.

Als letzte Kategorie der Zwitterigkeit ist der inkomplete oder partielle Hermaphroditismus zu nennen: Bei gewissen Tierarten (z. B. aus der Gruppe der Nematoden, Cirripedien) treten neben den hermaphroditischen Individuen auch oft gonochoristische männliche Exemplare auf, die zuweilen rudimentär erscheinen und durch welche die hermaphroditischen Weibchen befruchtet werden können.

---

1) Die komplementären Männchen betrachtet WHEELER als hermaphroditische junge Individuen im protandrischen Stadium der Geschlechtsfunktion.

2. Anormaler Hermaphroditismus.

Im Gegensatz zu dem normalen Hermaphroditismus, welcher bei gewissen Tierklassen resp. bei gewissen Species als Regel auftritt, müssen wir als anormal jene Form des Hermaphroditismus bezeichnen, welche als Mißbildung bei den Formen erscheint, die in der Regel getrenntgeschlechtlich sind.

Der hermaphroditischen Mißbildung kann entweder eine zwitterige Keimdrüse (Ovotestis) zugrunde liegen, oder es differenziert sich an jeder Seite des Organismus eine andere Geschlechtsdrüse, so daß ein solches Individuum einerseits männlich, anderseits weiblich ist. Diese letzte Form des Hermaphroditismus wird als Hermaphroditismus lateralis oder Gynandromorphismus bezeichnet.

Der Hermaphroditismus tritt als Mißbildung fast in allen Tierklassen auf, bei denen in der Regel Gonochorismus herrscht, und das Studium dieser Anomalie ist mit Rücksicht auf die Physiologie der Zeugung von großer Wichtigkeit, besonders in Anbetracht der morphologischen und physiologischen sekundären Geschlechtscharaktere, welche mit der Qualität der Gonade in physiologischem Zusammenhang stehen können.

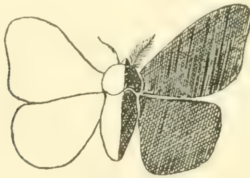


Fig. 101.

Fig. 101. *Saturnia spini* Schiff. 101a Innere Organisation ihres Geschlechtsapparates. *1* Testes, *2* Vasa deferentia, verkürzt, *3* Ductus ejaculatorius, verkürzt, *4* Penis, gut entwickelt, *5* kleine linke Vulva, *6* rechte Vulva, gut entwickelt, *7* Ovarien, verkümmert, mit einigen gut entwickelten und einigen verkümmerten Eiern, *8* Bursa copulatrix, verschlossen, *9* Ductus seminalis, *10* Receptaculum seminis. Nach Standfuss aus Wenke (30).

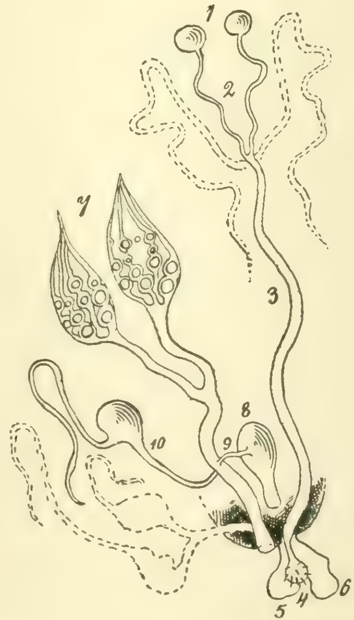


Fig. 101a.

Bei den Gliederfüßlern wurde hauptsächlich die Form des lateralen Hermaphroditismus beobachtet. Auf die Morphologie der Erscheinung kann ich hier nur ganz kurz eingehen [1]), uns interessiert hier hauptsächlich die Korrelation mit den sekundären Geschlechtsmerkmalen. Bei den Schmetterlingen, bei denen bekanntlich der sexuelle Dimorphismus herrscht, macht sich die Zwitterbildung sehr häufig dadurch bemerkbar, daß die linke Körperhälfte dem einen, die rechte dem anderen Geschlechte angehört. Untersucht man die innere

1) Viele diesbezügliche Literaturangaben findet man neuerdings in den Arbeiten von Wenke (32) und Meisenheimer (18) zusammengestellt.

Organisation solcher Individuen, so kann oft festgestellt werden, daß die korrelative Lagerung von inneren und äußeren Geschlechtsmerkmalen gewahrt erscheint. Auf Fig. 101 sehen wir die schematische Darstellung der Verhältnisse, welche von M. Standfuss (28a) bei *Saturnia spini* beobachtet wurden. Die schwarz gehaltene Partie gibt die äußerlich männlichen, die weiß gehaltene hingegen die weiblichen Sexualmerkmale an. Vergleicht man Fig. 101 mit Fig. 101 a, so fällt es sofort auf, daß die innere Organisation mit den äußeren Sexualcharakteren in genauer Korrelation steht. In der Literatur findet man eine ganze Reihe von solchen Fällen.

Sehr interessant sind auch diejenigen Fälle, wo der laterale Hermaphroditismus bei den Bastarden aus der Kreuzung entsteht. Einen solchen Fall hat z. B. Toyama (29) beschrieben. Er hat in seinen Versuchen den gewöhnlichen weißen japanischen Seidenwurm ♂ mit dem gelben gestreiften französischen ♀ gekreuzt. Fig. 102 a, b stellt die Raupen von zwei elterlichen, zur Kreuzung verwendeten Arten dar. Die Zeichnung zeigt uns die ganz einheitliche Färbung des japanischen (Fig. 102 a) und die gestreifte des französischen Seidenwurmes (Fig. 102 b). Dagegen ist die ganze linke Seite der Bastardlarve (Fig. 102 c) wie bei der Mutter gestreift, während sich die einheitlich weiße Färbung des väterlichen Teiles nur auf die rechte Körperseite beschränkt. Auch bei der Imago wurden die Differenzen zwischen beiden Rassen beobachtet (Fig. 103), und die Untersuchung der inneren Organisation ergab, daß man es hier mit einem Zwitter zu tun hat, der auf der linken Seite die weibliche, auf der rechten die männliche Genitaldrüse enthält.

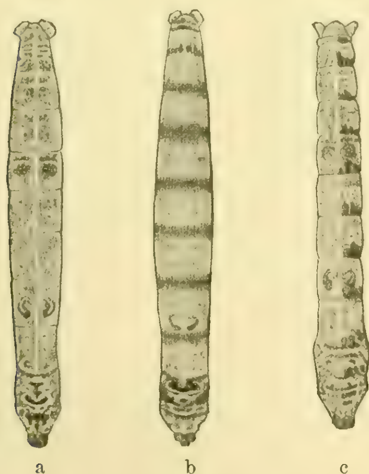


Fig. 102.



Fig. 103.

Fig. 102. Seidenwurmraupen: a des weißen japanischen, b des französischen, c Bastard zwischen dem japanischen und französischen Seidenwurm. Nach Toyama (29).

Fig. 103. Hermaphroditismus lateralis im Imagostadium des Seidenwurmbastardes nach der Kreuzung der französischen und japanischen Rasse. Nach Toyama (29).

Was die Geschlechtsfunktion betrifft, so ist in manchen aus der Literatur bekannten Fällen die Kopulationsfähigkeit nicht als möglich anzunehmen, da die Kopulationsorgane nicht entsprechend ausgebildet waren, es ist aber aus den Beschreibungen zu entnehmen, daß bei anderen Hermaphroditenformen die Kopulation möglich erscheint. Die älteren Angaben über Selbstbefruchtung bei Schmetterlingshermaphroditen haben sich nicht bestätigt. Nach der Angabe von

Engel (8) über das Verhalten des Seidenspinnershermaphroditen scheint wenigstens sicher zu sein, daß bei manchen Formen der Geschlechtstrieb des Hermaphroditen sowohl Weibchen als auch Männchen gegenüber vorhanden ist. Er beschreibt das Verhalten des Hermaphroditen den getrenntgeschlechtlichen Individuen gegenüber folgendermaßen: „Das Männchen ging sofort auf den Hermaphroditen los und näherte sich in der bekannten Weise mit dem Hinterende, um zu kopulieren. Der Zwitter zeigte ganz das Verhalten des Weibchens bei diesem Vorgang machte die bekannten zitternden Bewegungen und streckte sein Hinterende dem des ♂ entgegen. Ich ließ es jedoch nicht zur Kopulation kommen, sondern brachte den interessanten Falter mit dem normalen Weibchen in Berührung. Diesem gegenüber fühlte er sich ganz als Mann, ging, etwas durch das verkürzte Bein behindert, auf das ♀ zu und näherte sich mit dem Hinterleib wie ein Männchen.“ Leider ließ Engel die Tiere nicht zu der Kopulation zu.

Aber auch an anderen Insektengruppen wurden Beobachtungen über Zwitter gemacht. So beschreibt Forel (9) die Ameisenzwitter, bei denen die Uebereinstimmung zwischen den männlichen und weiblichen Charakteren sich in verschiedenem Grade äußert. Bei den Bienen, besonders bei *Apis mellifica* wurden von Siebold (27) die Hermaphroditen genau untersucht; es zeigte sich hier, daß bezüglich der äußeren Geschlechtsmerkmale die Drohnen- und Arbeiterinnencharaktere sich in den hermaphroditischen Organismen auf die verschiedenste Weise miteinander kombinieren können. Insektenhermaphroditen wurden ferner von Gerstaecker (11) bei *Abia sericea*, von Cholodkowsky (6) bei der Fichtenlaus *Chermes strobilobius* gefunden.

Gissler (12) beschreibt den Hermaphroditismus lateralis bei der Crustacee *Eubranchippus vernalis* und Hay (15) mehrere Fälle von Zwitterigkeit bei *Cambarus*.

Bei Wirbeltieren begegnete man Hermaphroditen bei sehr verschiedenen Tierklassen, besonders bei Fischen. Bei den Fischen und Amphibien wurde mehrmals beobachtet, daß sich in der Gonadenwand die Sexualdrüse des entgegengesetzten Geschlechtes findet. Einen solchen Fall erwähnt Morgan (20) bei *Pelobates fuscus* und *Seranus*. Bei Säugetieren wurden ebenfalls öfters hermaphroditische Individuen angetroffen, wobei die Ovotestes auftraten, und sich gleichzeitig die sekundären Geschlechtsmerkmale von beiden Geschlechtern feststellen ließen. Dabei ist jedoch zu bemerken, daß die hermaphroditischen Genitaldrüsen auch bei Individuen auftreten können, welche ihren Hermaphroditismus durch äußerlich wahrnehmbare Merkmale nicht verraten. Am gründlichsten wurden die Fälle des Hermaphroditismus beim Menschen erforscht. Ich spreche hier vom wirklichen Hermaphroditismus, wo also die Ovotestes auch durch mikroskopische Untersuchung konstatiert wurden. Einen solchen Fall beschreibt beim Menschen Garré (10), und seine Befunde wurden von Simon (28) durch mikroskopische Untersuchung vertieft. In diesem Fall, welchen auch Neugebauer (25) in seiner monumentalen Monographie des Hermaphroditismus als einen der wichtigsten Fälle betrachtet, handelt es sich um einen Menschen, welcher als Knabe erzogen war, bei welchem aber schon zeitig die Brüste zu wachsen begannen. Vom 17. Lebensjahre an begannen allmonatlich, in ganz regelmäßigen vierwöchentlichen Intervallen mehrtägige Blutungen aus den Geschlechtswegen. Andererseits traten unter geschlecht-

licher Erregung, deren Mittelpunkt stets ein weibliches Wesen war, unter Erektion des Geschlechtsgliedes Abgänge von weißlich-schleimiger Flüssigkeit ein. Daraus ist zu ersehen, daß in physiologischer Tätigkeit sich dieses Individuum wie ein echter Hermaphrodit verhielt. Die Organisation machte, was die Konturen des Körpers anbetrifft, einen mehr weiblichen Eindruck, jedoch bei genauerer Untersuchung zeigten sich männliche und weibliche Charaktere gemischt. Auch in den äußeren Geschlechtsorganen, die ich hier nicht näher beschreiben möchte, indem ich auf Fig. 104 verweise, kann man die Merkmale des weiblichen

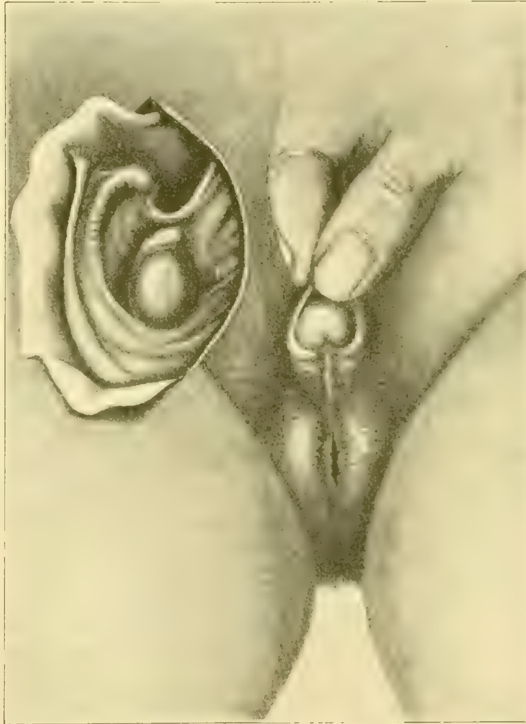


Fig. 104. Genitalien und Hernieninhalt des von Prof. Garré operierten, als Mann erzogenen Zwitters. Unterhalb des erhobenen Geschlechtsgliedes sichtbar die Geschlechtsrinne. In der bloßgelegten Hernie sieht man lateral rechts (auf der Abbildung links) die Tube mit ihren Fimbrien, das rundliche größere Gebilde ist eine Zwitterdrüse, deren größerer unterer Teil Hodenstroma, deren oberer kleinerer Anteil Ovarialstroma enthält. Der nach der Medianlinie des Körpers konkave längliche Wulst zwischen Tube und Geschlechtsdrüse ist das Parovarium, das kleine Gebilde medialwärts von der Geschlechtsdrüse ist der Nebenhoden. Nach Garré (aus Neugebaur).

und männlichen Geschlechtes feststellen. Diese verworrene Kombination dieser Charaktere machte die Entscheidung des Geschlechtes unmöglich. Da aber der Patient einen Leistenbruch hatte und zu einem diagnostischen Leisteneinschnitt seine Einwilligung gab, wurde er in der Königsberger Klinik operiert. Auf Fig. 104 ist der geöffnete Bruchsack sichtbar und wir können hier genau die Tube mit ihren Fimbrien, einer Genitaldrüse und den Anhangsorganen unterscheiden. Aus der Genitaldrüse wurden kleine Stücke ausgeschnitten und behufs mikroskopischer Untersuchung konserviert. Bei der von Simon (28) durchgeführten Untersuchung ergab sich, daß wir es hier mit einer wirklichen Zwitterdrüse zu tun haben.

Einen Fall vom Hermaphroditismus verus hat in neuerer Zeit auch Gudernatsch (13, 14) bei einem 40-jährigen Individuum be-

schrieben. Dieser Fall scheint mir auch aus physiologischen Rücksichten interessant zu sein. Die äußeren Genitalien trugen den echt weiblichen Charakter zur Schau. Die Clitoris war auffällig stark ausgebildet. Die Müllerschen Gänge waren rückgebildet, ein Prostataähnlicher Körper war tastbar. Da sich das in Rede stehende Individuum wegen einer Geschwulst in der Leistengegend im Spital gemeldet hatte, wurde ihm die Geschwulst exstirpiert, und die histologische Untersuchung ergab, daß es sich hier um einen typischen Ovotestis gehandelt hat. Gudernatsch gibt in seiner Arbeit die photographischen Abbildungen der histologischen vom Ovotestis verfertigten Präparate, aus denen zweifellos hervorgeht, daß in der Drüse neben einer großen männlichen auch eine zweite kleinere weibliche Partie sich fand, obschon dieselbe rudimentär resp. nicht vollständig entwickelt erscheint. Interessant ist an diesem Fall, daß dieses Individuum mit Ovotestis und mit vollständig weiblichen äußeren Genitalien niemals menstruiert hat, obschon die psychischen Charaktere ganz weiblich zu sein schienen.

Ich kann mich hier unmöglich auf weitere Beschreibungen von Hermaphroditismus einlassen und verweise in dieser Hinsicht auf die schöne Monographie von Neugebaur (25), welcher fast die ganze einschlägige Literatur zusammenstellt.

Aber vom physiologischen Standpunkte sind auch diejenigen Fälle von Bedeutung, welche in die Kategorie des Pseudohermaphroditismus gehören. Mit diesem Namen bezeichnet man die Erscheinung, welche auf falscher Korrelation sekundärer Geschlechtscharaktere mit dem Gonadentypus beruht. Ein von Bertkau (4) beschriebener Fall, wo bei der Spinne *Lycosa* äußerlich sowohl die männlichen als auch die weiblichen Geschlechtsmerkmale und sogar Organe des Kopulationsapparates von beiden Geschlechtern auftraten, das Individuum jedoch der Gonade nach nur einem Geschlechte angehörte, muß auch als Pseudohermaphroditismus bezeichnet werden.

Bei Wirbeltieren, besonders aber bei Menschen wurden bereits Tausende von solchen Fällen beschrieben [1]). Es ist noch erwähnenswert, daß der Pseudohermaphroditismus auch auf verkehrter Korrelation der psychosexuellen Empfindungen beruhen kann, und eine solche Form wurde von Halban als Pseudohermaphroditismus psychicus bezeichnet. Bei Pseudohermaphroditismus psychicus, welcher sowohl bei Tieren (auch bei niederen Tieren — Capitelliden), wie bei Menschen als Mißbildung auftritt, läßt sich das Vorhandensein männlichen psychosexuellen Empfindens bei Vorhandensein von Ovarien resp. das Vorhandensein weiblichen psychosexuellen Empfindens bei Gegenwart von Hoden konstatieren.

Auf den experimentellen Hermaphroditismus brauche ich hier nicht einzugehen, da wir dieses Problem bereits oben kennen gelernt haben (vgl. p. 600 und 601).

Für uns ist also von Belang, daß die Korrelation der Geschlechtsdrüsen mit sekundären Sexualcharakteren, und zwar sowohl morphologischen und physiologischen wie auch psychischen, bei den hermaphroditischen Individuen normal sein kann oder in manchen Fällen ganz verkehrt ist. Wir finden in der Literatur alle Uebergänge der

1) Neugebaur (25) stellt in seiner bereits erwähnten Monographie 1887 solcher Fälle zusammen und illustriert sie mit einer großen Anzahl von Abbildungen.

beiden Extreme in dieser Beziehung. Diese Tatsache ist von prinzipieller Bedeutung für das Problem der Auffassung der inneren Sekretion der Keimdrüse als eines für die sekundären Geschlechtsmerkmale formativen Reizes. Aus dem Studium des Hermaphroditismus kann man schließen, daß die sekundären Geschlechtscharaktere auch ohne Einfluß der betreffenden Gonade wenigstens in ihren Anlagen erscheinen können. Wahrscheinlich ist also hier nicht die Gonade als solche maßgebend, sondern diejenigen Faktoren, welche die Gonadendifferenzierung einleiten. Es ist jedoch möglich und es wird durch zahlreiche Beobachtungen bestätigt, daß diejenigen Faktoren, welche zur Differenzierung der Gonade ausreichen, die Ausgestaltung der sekundären Sexualcharaktere nicht durchzuführen vermögen, so daß sie entweder gehemmt in der Entwicklung stehenbleibt oder eine andere Differenzierungsbahn annimmt.

Das Studium des Hermaphroditismus hat uns also zu demselben Schluß geführt, wie die einschlägigen experimentellen Untersuchungen (vgl. p. 599 u. 641).

Literatur.

(Kapitel IV. F. Hermaphroditismus.)

1. **Beard, J.,** *On the life history and development of the genus Myzostoma. Mitteil. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 5 (1884).*
2. — *The nature of hermaphroditism of Myzostoma. Zool. Anz., Bd. 17 (1894).*
3. — *The sexual conditions of Myzostoma glabrum. Mitteil. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 13 (1898).*
4. **Bertkau, P.,** *Beschreibung eines Arthropodenzwitters. Arch. f. Naturgesch., Jahrgang 57 (1891).*
5. **Castle, W. E.,** *The heredity of the sex. Bull. Mus. comp. Zool., Vol. 40 (1903).*
6. **Cholodkowsky, N.,** *Ueber den Hermaphroditismus bei Chermes-Arten. Zool. Anz., Bd. 25 (1902).*
7. **Coventry, A.,** *The application of Mr. G. W. Smith's theory of dwarf males to Myzostoma. Ann. Mag. Natur. Hist., Vol. 5 (1910).*
8. **Engel,** *Ein Zwitter von Bombyx mori L. Entomol. Ztschr., 1909.*
9. **Forel, A.,** *Les fourmis de la Suisse, Zürich 1874.*
10. **Garré,** *Fall von echtem Hermaphroditismus. Dtsch. med. Wochenschr., 1903.*
11. **Gerstäcker, A.,** *Ueber androgyne Bildungen bei Insekten. Sitz.-ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, Berlin 1871.*
12. **Gissler, C. F.,** *Description of a hermaphroditic Phyllopod Crustacean (Eutranchipus). Amer. Natur., Vol. 15 (1881).*
13. **Gudernatsch, J. F.,** *Hermaphroditismus verus in man. Amer. Journ. of Anat., Vol. 11 (1910).*
14. — *Ein Fall von Hermaphroditismus verus hominis. Verhandl. d. VIII. intern. Zool.-Kongr. zu Graz 1910.*
15. **Hay, W. P.,** *Instances of hermaphroditism in cray-fishes. Smithson. Miscell. Collect., Vol. 48 (1905).*
16. **Hertwig, R.,** *Lehrbuch der Zoologie, Jena, Fischer, 1910.*
17. **Lang, A.,** *Ueber Vorversuche zu Untersuchungen über Varietätenbildung von Helix hortensis Müller und Helix nemoralis L. Festschr. z. 70. Geburtstage E. Haeckels, Jena 1904.*
18. **Meisenheimer, J.,** *Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung, Jena 1909.*
19. **Montgomery, T. H.,** *On successive, protandric and proterogynic hermaphroditism in animals. Amer. Natural., Vol. 29 (1895).*
20. **Morgan, T. H.,** *Evolution and adaptation, New York 1903.*
21. — *Self-fertilization induced by artificial Means. Journ. of exper. Zool., Vol. 1 (1904).*
22. — *Cross- and self-fertilization in Ciona intestinalis. Arch. f. Entw.-Mech., Festb. f. Roux, Bd. 30, Tl. 2 (1910).*
23. **Nansen, F.,** *Bidrag til Myzostomernes anatomi og histologi, Bergen 1885.*
24. — *A protandric hermaphrodite (Myxine glutinosa) amongst the vertebrates. Bergens Mus. Aaresber. for 1887/88.*

25. *v.* ***Neugebaur, L.****, Hermaphroditismus beim Menschen, Leipzig 1908.*
26. ***Pelseneer, P.****, Hermaphroditism in Mollusca. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. 37 (1894).*
27. ***Siebold, C. Th.****, Ueber Zwitterbienen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 14 (1864).*
28. ***Simon, W.****, Hermaphroditismus verus. Virchows Arch., Bd. 172 (1903).*
28a. ***Standfuss, M.****, Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren. Vier Saturnia-zwitter, 1898.*
29. ***Toyama, K.****, Studies on the hybridology of insects. Bull. of the College of Agriculture Tokyo Imp. Univ., Vol. 7 (1906).*
30. ***Wenke, K.****, Anatomie eines Argynnis paphia-Zwitters, nebst vergleichend-anatomischen Betrachtungen über den Hermaphroditismus bei Lepidopteren. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 84 (1906).*
31. ***Wheeler, W.****, The sexual phases of Myzostoma. Mitteil. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 12 (1897).*
32. — *Protoandric hermaphroditism in Myzostoma. Zool. Anz., Bd. 17 (1894).*

G. Vorbereitung des Eies zum Entwicklungsprozeß (Physiologie der Reifung).

In den vorhergehenden Kapiteln habe ich die allgemeinen physiologischen Bedingungen der Produktion der Geschlechtselemente geschildert wie auch die physiologischen Eigenschaften dieser Zellen näher besprochen. Nun müssen wir, nachdem wir den Anteil der elterlichen Organismen an dem Zeugungsakt kennen gelernt haben, uns den Geschlechtselementen selbst zuwenden, um die Vorgänge näher kennen zu lernen, welche die Auslösung der Entwicklungsfähigkeit veranlassen resp. dieselbe begleiten; vorher aber müssen wir noch diejenigen Prozesse besprechen, welche sich in der Phase der Vorbereitung des Eies zur Entwicklung in ihm abspielen. Es handelt sich hier um die Physiologie der Reifung. Dem Reifungsprozeß des Eies habe ich bereits Gelegenheit gehabt einige Bemerkungen zu widmen (vgl. p. 619). Der ganze Vorgang wurde dort jedoch mehr vom morphologischen Standpunkte betrachtet; ich möchte in diesem Kapitel über die wenigen bisherigen Forschungsresultate berichten, in denen der physiologische Charakter des Reifungsprozesses, die Vorbereitung des Eies zu der ihm bevorstehenden Entwicklung ins Auge gefaßt wird. Unsere diesbezüglichen Kenntnisse sind recht spärlich. Die Untersuchung ist hier recht erschwert, da, wie bereits oben erwähnt wurde, die Reifung bei der Mehrzahl der Tiergruppen erst nach dem Eindringen des Spermatozoons in das Ei stattfindet — ferner da es bei der Untersuchung der physiologischen Eigenschaften des Keimes oft unmöglich ist, zu entscheiden, welche Veränderungen wir auf den Reifungs- und welche auf den Befruchtungsprozeß zurückführen sollen. Aus technischen Gründen ist ferner die betreffende Untersuchung auch bei den Tierformen unmöglich, bei welchen die Reifung in der Gonade stattfindet. Das beste Material für dieses Forschungsgebiet bilden diejenigen Tiere, bei denen die Eier erst nach erfolgter Entleerung derselben in das umgebende Seewasser und vor dem Eindringen der Samenfäden reifen. Zu diesen Tieren gehören die Seesterne. J. Loeb (20) versuchte vor allem die Bedingungen der Reifung der Seesterne zu ermitteln. Da man aus täglicher Beobachtung wußte, daß die Reifung der Seesterneier erst im Seewasser stattfindet, sollte zuerst festgestellt werden, welche Substanz

des Seewassers die Auslösung des Reifeprozesses bewirkt. Die unreifen Eier wurden also in einzelnen Portionen in eine Reihe von Versuchslösungen gebracht, welche den einzelnen Bestandteilen des Seewassers entsprachen. Es stellte sich dabei heraus, daß in Eiern, welche in Lösungen mit freien Hydroxylionen lagen, die Reifung alsbald eintrat, dagegen in Lösungen ohne Hydroxylionen unterblieb. Man fand jedoch, daß die Hydroxylionen sicher nicht die einzige Substanz im Seewasser darstellen, welche die Reifung des Seesterneies fördert oder veranlaßt. Die Eier, welche einem und demselben Weibchen entstammen und in einer und derselben Flüssigkeit verbleiben, reifen nicht gleichzeitig. Auf die Ursache dieser Schwankungen schien folgende Beobachtung ein besseres Licht zu werfen:

In Versuchsschalen, in welchen die Eier dicht gehäuft übereinander lagen, verlief die Reifung sehr langsam; waren sie dagegen in dünnen Schichten ausgebreitet, so vollzog sie sich rasch. Diese Beobachtung legt die Vermutung nahe, daß hier die Gegenwart von Sauerstoff im Seewasser auf die Entwicklung mitbestimmend wirkt, eine Beobachtung, welche durch spezielle Experimente bestätigt wurde. J. Loeb überzeugte sich auf Grund seiner Versuche, in denen der Sauerstoff des Seewassers durch Wasserstoff verdrängt oder KCN dem Seewasser zugesetzt wurde, daß in solchen Fällen die Reifung der Eier trotz der Gegenwart der Hydroxylionen unterblieb.

Eine weitere Frage, welche durch Loebs (20) Versuche wenigstens teilweise aufgeklärt wurde, ist die nach den Veränderungen in der Beschaffenheit der Eier, in denen sich die Reifung bereits vollzogen hat. Ich habe bereits im vorhergehenden Kapitel erwähnt, daß die Resistenz der unreifen Eier gegen die Einwirkung äußerer Faktoren sich während der Reifung vollständig verändert. Aus den erwähnten Versuchen ergibt sich, daß ein reifes, unbefruchtetes Ei im Seewasser sehr bald der Degeneration anheimfällt. Will man das Leben des Ovocyten verlängern, so kann dies entweder durch Verhinderung des Reifungsprozesses oder durch Befruchtung des Eies nach der Reifung geschehen. Das erstere kann, wie wir auf Grund unserer Kenntnis der Reifungsbedingungen wissen, durch Neutralisierung des Seewassers oder durch Vertreibung des Sauerstoffes geschehen. Wird jedoch die Reifung einmal in Gang gesetzt, so schreiten die dabei sich abspielenden Prozesse immer weiter fort, verlaufen aber weiter in solchen Bahnen, daß das Ei zugrunde geht. Man hat dabei also den Eindruck, daß die der Eireifung zugrunde liegenden Vorgänge von destruktiver Natur sind, so daß das Ei sie nicht unbegrenzt lange ertragen kann, ohne abzusterben. Wir werden weiter unten sehen, daß diese Prozesse durch die Befruchtung rektifiziert werden. Näheres über die Natur dieser Vorgänge läßt sich kaum sagen. Zwar könnte man infolge der Unerläßlichkeit der Gegenwart von Sauerstoff für die der Reifung zugrunde liegenden Kernteilungsprozesse, wie Loeb es in seinen Versuchen (20, p. 161) zu beweisen suchte, selbstverständlich an Oxydationsprozesse denken, doch muß ich dazu bemerken, daß Loeb dabei nicht berücksichtigt, daß eben die Reifungsteilungen ohne Chromatinsynthese verlaufen, daß also diese Kernteilungen eigentlich eine Ausnahmestellung einnehmen. Ich glaube also nicht, daß der Sauerstoff zur Synthese der Kernsub-

stanz verbraucht wird, sondern mir erscheint vielmehr die Vermutung wahrscheinlicher, daß bei der Reifung gewisse Veränderungen im Cytoplasma stattfinden, welche die durch Befruchtung veranlaßten Prozesse erleichtern. Daß zu diesen Veränderungen der Sauerstoff auch nötig ist, scheint keinem Zweifel zu unterliegen, wenn man bedenkt. daß die Reifung nur in Sauerstoffanwesenheit verläuft. Die von Loeb am Anneliden *Polynoe* durchgeführten Experimente bestätigen die am Seesternei gewonnenen Resultate.

Das Wenige, was wir über die Reifung wissen, bezieht sich eigentlich nur auf diejenigen Eier, welche vor der Befruchtung, aber bereits außerhalb der Gonade reifen. Ueber andere Eierkategorien wurden bisher spezielle Versuche nicht durchgeführt. Meiner Ansicht nach kann man den Umstand, daß die Mehrzahl der Eier erst nach dem Eindringen des Spermatozoons reift, als eine Anpassungserscheinung deuten. Unreife Eier können ohne Befruchtung länger warten als reife, die Chancen der Entwicklung gestalten sich also dadurch günstiger. Bezüglich dieser Eierkategorie ist noch zu erwähnen, daß nicht nur die Spermatozoen die Reifungsvorgänge auszulösen vermögen, sondern auch alle diejenigen Faktoren, welche die Entwicklung in Gang setzen können. Aus den Versuchen von Delage [1]), Loeb [1]), Kostanecki [1]), Garbowski [1]), Lefèvre [1]) u. a. ist heute bekannt, daß diejenigen Faktoren, welche die künstliche Parthenogenese (vgl. unten) hervorrufen können, auch die Reifung auszulösen vermögen. Auf diese Punkte werden wir noch weiter unten näher eingehen, wenn wir über das Problem der Entwicklungserregung sprechen werden. Hier möchte ich noch eine biologisch sehr wichtige Tatsache hervorheben, daß die Veränderungen, welche sich im Ei während der Reifung abspielen, sowohl den Kernapparat als auch das Protoplasma betreffen. Daß grundlegende Veränderungen im Kernapparat des Eies stattfinden, ersieht man schon aus den so tiefgreifenden Transformationen, welche während der Eireifung schon bei mikroskopischer Untersuchung sichtbar sind (vgl. p. 620 und 621), was sonst auch in vivo bei der Beobachtung der reifenden Eier sofort auffällt. Diese Prozesse können sich jedoch auf den Kernapparat nicht beschränken. Die gründlichen neueren Studien von Schaxel (30), welcher die Reifung an Echinodermeneiern studierte, ergeben, daß sich eben während der Eireifung wichtige Erscheinungen gegenseitiger Wechselwirkung zwischen dem Kern und Protoplasma abspielen. In der Gonade, deren Endast im Querschnitt in Fig. 105 dargestellt ist, sieht man in der inneren Schicht die in starkem Wachstum begriffenen Ovocyten liegen. In dieser Periode kondensieren sich die Chromatinfäden der jungen Ovocyte, welche aus den Chromosomen der letzten Vermehrungsteilung hervorgegangen sind, in Nukleolen, die sich zu einem einzigen persistierenden vereinigen. Dieser Nucleolus ist Assimilations- und Emissionszentrum des Chromatins. Während der Emissionsperiode strömt, wie aus Untersuchungen von Schaxel hervorgeht, das Chromatin durch die Kernmembran ab. „Im Zelleib wird unter Anteilnahme des Chromatins das Furchungsplasma konstituiert, wobei es entweder bei der

1) Die näheren Literaturangaben darüber und ein Literaturverzeichnis wird in dem Kapitel gegeben, in welchem die künstliche Parthenogenese und das Problem der Entwicklungserregung geschildert wird.

Formierung chromatischer Kondensa bleibt oder zu deutoplasmatischen Ablagerungen kommt, zwischen die dann die Chromatinkondensa eingelagert sind."

Daß sich die physiologischen Verhältnisse unter dem Einfluß dieser Prozesse auch im Ooplasma ändern müssen, geht aus den Beobachtungen von DELAGE (7) und WILSON (46) hervor. DELAGE (7) hat nämlich festgestellt, daß die Bruchstücke der Eier von *Asterias* erst dann befruchtungsfähig werden, wenn die Reifung in Gang gesetzt wird. Es handelt sich dabei aber nicht um Ausstoßung der beiden Richtungskörperchen, sondern der Moment, in welchem die Kernmembran sich schon aufgelöst hat, bildet eben das Kriterium für die Befruchtungsfähigkeit. Diese Tatsache beweist, daß dabei die Erleichterung der Wechselwirkung zwischen dem Kern und dem Protoplasma eine wichtige Rolle spielt. Dieser Prozeß kann auch ein Auslösungsmoment der Veränderungen in der Protoplasmaeinordnung bilden. Daß die Veränderungen dabei wirklich stattfinden, geht aus den oben besprochenen Beobachtungen (vgl. p. 620 und 621) von TH. BOVERI (4) hervor, welcher diese Phänomene der Schichtung bei *Strongylocentrotus lividus* beschrieben hat.

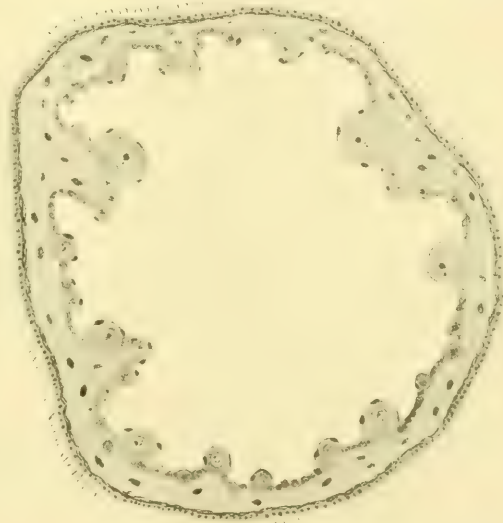


Fig. 105. Endast eines noch nicht geschlechtsreifen Ovariums von Holothuria. Aeußerlich bewimpertes Peritonealepithel, darunter dünne Muskelschicht, die wahrscheinlich bei der Herausbeförderung der Eier tätig ist. Innerlich Keimepithel mit Oocyten. Nach SCHAXEL (30).

Die Veränderungen in den physiologischen Eigenschaften des Ooplasmas hat später auch WILSON (46) an Nemertineneiern festgestellt. Er hat bei *Cerebratulus* die kernhaltigen und kernlosen Eifragmente zu befruchten versucht, und zwar die Fragmente der unreifen, der reifen, aber unbefruchteten und der reifen, befruchteten Eier. Es hat sich aus diesen Experimenten ergeben, daß das Ei zwei kritische Perioden überstehen muß. Die erste tritt ein, wenn die Wand des Keimbläschens verschwindet, wonach Fragmente aus jedem beliebigen Teile des Eies befruchtungs- und entwicklungsfähig werden. Diese Periode entspricht der cytoplasmatischen Reifung, „maturation cytoplasmique" von DELAGE (7). Die zweite tritt zur Zeit der Befruchtung ein, von welchem Zeitpunkte an kernlose Fragmente nicht länger befruchtungsfähig sind.

Daraus ergibt sich, daß während der Reifung alle Komponenten des Eies wichtige Veränderungen der physiologischen Eigenschaften erfahren.

H. Natürliche Parthenogenese.

In den vorhergehenden Kapiteln haben wir die Genese, Struktur und die physiologischen Eigenschaften der Geschlechtselemente kennen gelernt, und es ist aus der allgemeinen Biologie bekannt, daß diesen Elementen die Bildungspotenz innewohnt, so daß sie infolgedessen den Ausgangspunkt für die Entwicklung der nächsten Generation bilden. Die Momente, welche die Bildungspotenz dieser Elemente aktivieren, sollen noch weiter eingehend besprochen werden. Uns genügt vorläufig die Feststellung der Tatsache, daß bei gewissen Tierformen die Eier ohne eine nachweisbare Anregung sich zu entwickeln beginnen, während in anderen Fällen zur Entwicklung die Kopulation des männlichen Elementes mit dem weiblichen die unerläßliche Bedingung bildet. Im ersteren Fall sprechen wir von der Parthenogenese, im letzteren von der Befruchtung.

Die erste Frage, die sich hier aufdrängt, ist die nach der Entscheidung, in welchem gegenseitigen Verhältnis diese beiden biologischen Vorgänge zueinander stehen, welcher von diesen Prozessen primär, welcher sekundär ist, und ob es gewisse Uebergangsformen gibt. Von den Zoologen wird allgemein behauptet, daß die Parthenogenese erst sekundär entstanden ist, daß die nach der Befruchtung eintretende Entwicklung die primäre Form bildet. Auf diese mehr phylogenetische Frage gehe ich hier nicht näher ein; ich möchte nur erwähnen, daß ich aus rein praktischen Gründen die Parthenogenese vor dem Befruchtungskapitel besprechen möchte: zum Verständnis des Problems des Entwicklungsreizes ist uns die Kenntnis der natürlichen Parthenogenese unentbehrlich; deshalb wollen wir uns hier auch zuerst mit diesem Prozeß befassen.

Unter dem Namen der Parthenogenese versteht man also die Fortpflanzung durch Eier, welche zu ihrer Entwicklung der Befruchtung nicht bedürfen. In seiner verdienstvollen Monographie über Insekten, bei welchen eben die Parthenogenese sehr häufig auftritt, teilt Henneguy (15) die Erscheinung der parthenogenetischen Zeugung folgendermaßen ein:

1. Exzeptionelle Parthenogenese, welche entweder von Fall zu Fall oder fakultativ erscheint.

2. Normale Parthenogenese, in welcher theoretisch folgende Formen unterschieden werden können:

a) Konstante Form der Parthenogenese, bei welcher stets nur Weibchen produziert werden.

Das Vorkommen dieser Form läßt sich jedoch mit völliger Sicherheit kaum nachweisen.

b) Zyklische (heterogonische) Form der Parthenogenese, bei welcher die parthenogenetischen Generationen unregelmäßig mit den sexuellen alternieren. Die Männchen treten nur sporadisch auf. In anderen Tiergruppen alternieren die parthenogenetischen und die sexuellen Formen stets regelmäßig. Es kommen bei der zyklischen Parthenogenese auch Tierformen vor, bei denen nur Männchen durch Parthenogenese erzeugt werden.

c) Larvale Parthenogenese oder Pädogenese (Pecilogonie wurde bereits oben erwähnt).

Es scheint mir vorteilhaft zu sein, auf eine andere Einteilung noch aufmerksam zu machen, die, neben der soeben angegebenen be-

stehend, zu genauerer Klassifikation der Parthenogenese beitragen könnte. Es ist die von H. Winkler (48) in seinen gründlichen, schönen Studien über pflanzliche Parthenogenese angegebene Klassifikation. H. Winkler unterscheidet nämlich die somatische Parthenogenese von der generativen. Der Unterschied liegt in dem Gehalt des Eikernes an Chromosomen. Wir haben bei der Besprechung der Reifungserscheinungen gehört, daß bei der sexuellen Fortpflanzung die Zahl der Chromosomen im Eikerne reduziert ist, d. h. daß der reife Eikern nur halb so viel Chromosomen besitzt wie die somatischen Elemente. Wir sprechen von dem haploiden Kern im Geschlechtselemente im Gegensatz zu den diploiden Kernen (mit voller Chromosomenzahl) in somatischen Zellen. Wie verhalten sich in dieser Hinsicht die parthenogenetischen Kerne? Die Untersuchungen von Weismann (42—45), Blochmann (3), Brauer (5), Petrunkewitsch (28, 29), Morgan (24) u. a. über die Reifungsvorgänge bei den sich parthenogenetisch entwickelnden Eiern ergaben, daß bei verschiedenen Tieren alle Uebergangsformen vorkommen können. Es können sich wie in befruchtungsbedürftigen Eiern zwei Richtungskörperchen bilden, oder es kann nur ein Richtungskörper entstehen, oder es bilden sich überhaupt keine Polkörperchen, oder es kann endlich das einmal gebildete Polkörperchen wieder vom Ei eingezogen werden. Wir ersehen daraus, daß in bezug auf die Anzahl der Chromosomen in den parthenogenetischen Eiern auch verschiedene Fälle vorkommen können. Allerdings kann man bei Tieren wie bei den Pflanzen [1]) eine somatische Parthenogenese unterscheiden, wenn der Eikern von vornherein die diploide Chromosomenzahl führt, und eine generative Parthenogenesis, wenn der Kern des Eies mit der haploiden Chromosomenzahl ausgestattet ist.

Die beiden Systeme der Einteilung der in Rede stehenden Erscheinung können selbstverständlich nebeneinander gebraucht werden, man kann z. B. von der zyklisch-somatischen oder zyklisch-generativen Parthenogenese reden usw.

Die Parthenogenese wurde sowohl bei Tieren wie bei Pflanzen mehrfach beschrieben.

Die exzeptionelle Parthenogenese wurde bei den Lepidopteren und besonders bei den Seidenspinnern (Bombycidae) noch gegen Mitte des vorigen Jahrhunderts von Barthélemy (2) und Siebold (32) beobachtet. Sie soll bedeutend häufiger bei den „polyvolten“ als bei den „univolten“ Seidenspinnern auftreten. Die Parthenogenese muß hier jedoch als Ausnahme und nie als Regel betrachtet werden. Es wurde bereits von älteren Autoren festgestellt, daß die Parthenogenese nur selten eine normale Entwicklung zur Folge hat; gewöhnlich sistiert die Entwicklung auf früheren Stadien, oder es schlüpfen schwächere Embryonen von geringerer Lebensfähigkeit aus. Von Maillot (22) und Verson (49) wurden jedoch später Zweifel erhoben, ob parthenogenetische Entwicklung bei den Seidenspinnern überhaupt stattfindet. Neuere Experimente von Nussbaum (26), welcher seine Beobachtungen an einer großen Anzahl von In-

1) Es ist dabei zu bemerken, daß Strasburger (33, 34) die Winklersche somatische Parthenogenese als eine Art der vegetativen Zeugung betrachtet. Näheres p. 675 unten.

dividuen anstellte, ergaben jedoch, daß die Parthenogenese bei diesen Tieren doch in ca. 2 Proz. der Fälle stattfindet, daß jedoch die Entwicklung sehr früh zum Stillstand gelangt.

In solchen Fällen, wo wie bei Bombyciden die Parthenogenese nur ausnahmsweise auftritt, kann der Prozentsatz der sich parthenogenetisch entwickelnden Eier durch gewisse äußere Faktoren gesteigert werden. So ist es Tichomirow (35, 36) gelungen, durch Anreiben der Eier mit der Bürste die Zahl der sich auf parthenogenetischem Wege entwickelnden Eier von *Bombyx mori* zu erhöhen. In einer anderen Versuchsserie hat er die Eier durch kurzdauerndes Eintauchen in Schwefelsäure zur Entwicklung angeregt.

Bei *Lipariden* wurde mehrfach die Parthenogenese beobachtet; neuerdings hat Garbowski (12) die Parthenogenese bei *Porthesia* festgestellt.

Etwas different von der exzeptionellen Parthenogenese ist diejenige Form, die von Siebold als fakultativ bezeichnet wurde. Als klassisches Beispiel dieser Form kann die Zeugung bei Bienen angeführt werden. Die Bienen treten bekanntlich in drei geschlechtlich differenten Individuentypen auf, die sich auch äußerlich voneinander unterscheiden. Ein Blick auf Fig. 106 überzeugt, daß die sogenannte



Fig. 106. Bienen: a Drohne, b Königin, c Arbeiterin. Nach Brandt und Ratzeburg (4a).

Königin, die Arbeiterin und die Drohne in ihrem Aussehen stark voneinander abweichen. Bekanntlich ist die Königin ein befruchtungsfähiges Weibchen mit vollkommen ausgebildeten Sexualorganen, die Arbeiterin ist steril und hat obliterierte Sexualorgane. Die Drohnen sind Männchen mit ausgebildeten Genitalien. Auf die morphologischen Merkmale, welche diesem Polymorphismus zugrunde liegen, brauche ich hier nicht einzugehen und verweise in dieser Hinsicht auf die Lehrbücher der Zoologie. Die klassischen Untersuchungen von Dzierzon, Siebold und Leuckart haben auch hinsichtlich der Entwicklung und Zeugung dieser Individuen sehr wichtige Tatsachen zutage gefördert. Die Entwicklung der männlichen Individuen findet in den größeren hexagonalen Wachszellen statt, die Arbeiterinnen entwickeln sich in kleinen Zellen, für die Entwicklung der Königin ist ebenfalls eine besondere Wachszelle vorhanden.

Nun hat Dzierzon (10, 11) die These aufgestellt, daß die Drohnen (also die Bienenmännchen) sich stets aus parthenogenetischen Eiern entwickeln, die Weibchen dagegen, und zwar sowohl die mit ausgebildeten wie die mit rudimentären Geschlechtsorganen (also die Königinnen und Arbeiterinnen) aus befruchteten Eiern.

Die These von Dzierzon wurde mit folgenden Argumenten motiviert:

1) Aus den Untersuchungen von Leuckart (19) und Siebold (32) war bekannt, daß in denjenigen Eiern, die sich in großen hexagonalen Wachszellen finden, und aus denen die Männchen ausschlüpfen, keine Spermatozoiden zu finden sind. Die genannten Autoren haben dagegen Spermatozoen in Eiern gefunden, welche in kleinen, für Weibchen bestimmten Zellen abgelegt werden.

2) Es wurde mehrmals von den Autoren beobachtet, daß die Königin vor der Kopulation einzig und allein für Männchen bestimmte Eier ablegt.

3) Eine weitere Bestätigung der Theorie geht aus den zwischen zwei Bienenrassen vorgenommenen Kreuzungsversuchen hervor. Wird nämlich ein Weibchen, welches zu der gelben italienischen Rasse gehört, mit dem französischen schwarzen Männchen gekreuzt, so tragen alle Männchen den rein französischen Rassencharakter, dagegen die weiblichen Individuen die Merkmale der beiden Rassen.

4) Die Arbeiterinnen können gelegentlich auch Eier ablegen. Die Weibchen können jedoch nie mit Männchen kopulieren. Es wurde festgestellt, daß aus den von den Arbeiterinnen abgelegten Eiern stets Männchen hervorgehen.

Auf Grund dieser hier zusammengestellten Argumente zieht Dzierzon den Schluß, daß die Bienenkönigin Eier produziert, welche sich sowohl nach geschehener Befruchtung als auch ohne Befruchtung entwickeln können. Die Befruchtung ist also im Sinne dieser Theorie bei den Bieneneiern nicht obligatorisch, oder mit anderen Worten, die Parthenogenese ist hier fakultativ.

Die von Dickel (8, 9) gegen diese Theorie erhobenen Einwände wurden bereits bei der Besprechung der Geschlechtsgenese (p. 545 und 546) erwähnt. Ich habe aber auch in jenem Kapitel hervorgehoben, daß die gründliche Arbeit von Petrunkewitsch (28, 29) die Unhaltbarkeit der Dickelschen Einwände bewiesen hat. Die Theorie von Dzierzon muß demnach aufrecht erhalten bleiben.

Was jedoch die Art der Parthenogenese betrifft, so ist es bisher nicht sicher, ob dieser Parthenogenesetypus in der Tat als fakultative Parthenogenese bezeichnet werden sollte. Berechtigt wäre diese Bezeichnung nur dann, wenn es wirklich sicher wäre, daß jedes Ei der Biene sich eventuell parthenogenetisch entwickeln kann und daß eventuell jedes Ei befruchtet werden kann. Mir scheint die von Lenhossek ausgesprochene Vermutung vollkommen berechtigt zu sein, daß die Eier, aus denen Drohnen hervorgehen, nicht befruchtet werden, weil sie eben eine andere Konstitution haben und deshalb nicht befruchtungsbedürftig sind. Demnach sollte man annehmen, daß die Bienen zwei Eierarten produzieren, von denen die eine der Befruchtung als entwicklungserregenden Momentes bedarf, die andere dagegen zur Parthenogenese bestimmt ist. Wir hätten also hier einen Uebergang von der exzeptionellen Parthenogenese zu der normal-konstanten, bei welcher die eine Art der Eier sich konstant und normal parthenogenetisch entwickelt, die andere dagegen erst nach erfolgter Befruchtung.

Es wäre für die Physiologie ohne größere Bedeutung, alle Tierformen hier mit exzeptioneller oder fakultativer Parthenogenese aufzählen zu wollen, um so mehr, da man sich in jedem größeren Lehrbuch

der Zoologie darüber ohne Schwierigkeiten orientieren kann. Ich möchte hier nur darauf hinweisen, daß man früher öfters auch bei höheren Tieren, wie z. B. bei den Vögeln, Parthenogenese annahm. Durch gründliche Untersuchungen von D. Barfurth (1) wurde jedoch endgültig entschieden, daß die Eier der Vögel sich nie parthenogenetisch entwickeln können. Barfurth (1) hat seine Untersuchungen an „virginalen“ Eiern sowie auch an solchen angestellt, die von Hühnern nach mehr als 70 Tage dauernder Isolierung abgelegt wurden. Die Untersuchungen ergaben, daß bei diesen Eiern keine echte Furchung stattfindet. Wenn die Keimscheibe auch segmentiert erscheint, so ist diese Segmentierung nicht als parthenogenetische Furchung aufzufassen, da ihre Produkte keine Kerne besitzen. Barfurth nennt also diesen Vorgang: Fragmentierung.

Trotz zahlreicher Beobachtungen über die fakultative Parthenogenese ist es bisher vollkommen unbekannt, warum eine Anzahl von Eiern sich ohne Befruchtung zu entwickeln beginnt, während andere Eier derselben Species zu solcher Entwicklung sich vollständig unfähig erweisen. Für die Physiologie der Zeugung wäre die Ermittlung dieser Frage gewiß von prinzipieller Bedeutung. Wir werden noch weiter unten sehen, daß man in der Botanik bereits versuchte, diese Frage zu beantworten.

Den zweiten Typus dieser Fortpflanzungsart bildet die sogenannte konstante Parthenogenese. Ich habe bereits oben die von mancher Seite geäußerte Vermutung erwähnt, daß die Fortpflanzung bei gewissen tierischen Formen stets und ausschließlich auf parthenogenetischem Wege stattfindet. Diese Form nennt man konstante Parthenogenese. Es ist schwer, in dieser Hinsicht über eine Vermutung hinauszukommen. Einen sicheren Beweis dafür könnte die positive Feststellung ergeben, daß bei gewisser Tierform stets und ausschließlich Weibchen, nie aber Männchen geboren werden, resp. daß in dem Falle, wenn auch Männchen erzeugt werden, diese nie zur Geschlechtstätigkeit gelangen. Mit Recht bemerkt jedoch Henneguy (15, p. 213), daß diese von Siebold als Thelytokie bezeichnete Erscheinung deshalb unsicher bleibt, da man kaum überzeugt sein kann, daß sich mit der Erweiterung unserer Kenntnisse hinsichtlich einer bestimmten Tierart nicht auch Männchen werden finden lassen.

Zu dieser Gruppe wird z. B. *Adoxus vitis* eingerechnet. Bei diesem Insekt wurden allerdings von Balbiani auch Männchen beobachtet, sie sollen jedoch nie zur Geschlechtsreife gelangen. Ein Beispiel dafür könnte ferner eine Anzahl von Arten von Nematoden liefern, bei welchen nach Maupas die Entwicklung stets durch Parthenogenese vor sich geht. Wenn hier auch Männchen bei manchen Formen geboren werden, so nehmen sie doch an der Erzeugung der Nachkommenschaft nicht teil.

Aus physiologischen Gründen ist der zyklische Typus der Parthenogenese von größerer Bedeutung.

A. Weismann war der erste, welcher in seinen verdienstvollen Arbeiten (39—41, vgl. vor allem 41, p. 111 und Zusammenfassung p. 212—213) die Lehre von der zyklischen Fortpflanzung der Tiere begründete. Seine Beobachtungen wurden an Daphniden durchgeführt. Weismann hat beobachtet, daß die Entwicklung der Daph-

niden aus befruchtungsbedürftigen und parthenogenetisch sich entwickelnden Generationen besteht.

Die von den Weibchen der Daphniden abgelegten Eier sind demnach auch nicht gleichartig. Man unterscheidet nämlich sogenannte Winter- und Sommereier, oder anders Dauer- und Subitaneier. Die Winter- oder Dauereier zeichnen sich durch großen Dotterreichtum und eine dicke Eihülle aus, sie müssen befruchtet werden, jedoch ihre Entwicklung verläuft sehr langsam, die Keime sind sehr widerstandsfähig. Die anderen dagegen sind weniger dotterhaltig und von einer dünnen, von dem Ei selbst produzierten Hülle umgeben, entwickeln sich nur parthenogenetisch, und besitzen keine besondere Resistenz gegen äußere schädliche Faktoren.

Nach Weismann wird „das Auftreten von Geschlechtstieren im Generationszyklus der Daphniden nicht durch momentan wirkende äußere Ursachen hervorgerufen. Dasselbe ist vielmehr ein fest bestimmtes, und zwar gebunden an bestimmte Generationen und Bruten."

Der Generationszyklus ist nach Weismann nicht für alle Daphnoiden der gleiche, sondern unterscheidet sich vor allem durch eine verschiedene Anzahl der den Geschlechtsgenerationen vorhergehenden eingeschlechtlichen Generationen. Diese Perioden, durch welche die parthenogenetische Zeugung fortdauert, ist als Ausdruck der Anpassung an die ungünstigeren Lebensbedingungen zu betrachten. Die Anzahl der den Geschlechtsperioden vorausgehenden eingeschlechtlichen Generationen ist um so kleiner, je häufiger durchschnittlich die Kolonien der betreffenden Art von Vernichtungsperioden heimgesucht werden, und anderseits um so länger, je seltener solche Perioden eintreten. Weismann unterscheidet mono- und polyzyklische Arten, je nach der Zahl der Sexualperioden, welche binnen eines Jahres zwischen parthenogenetische Generationsreihen eingeschoben werden. Die monozyklischen Arten sind nach Weismann diejenigen, denen regelmäßig nur einmal im Jahre die Lebensbedingungen durch die Winterkälte entzogen werden; sie zeichnen sich also durch den längsten Zyklus der parthenogenetischen Generationen aus. Polyzyklisch sind wieder diejenigen Arten, welche durch Kälte, Austrocknen oder andere klimatische und trophische Einflüsse mehrmals im Jahre der Vernichtung anheimfallen; sie sind demnach durch kürzere Entwicklungszyklen charakterisiert.

Aus diesen Erwägungen folgt weiter, daß bei der zyklischen Fortpflanzung aus der Geschlechtsgeneration stets eine parthenogenetische hervorgeht, aus einer parthenogenetischen aber nicht immer eine geschlechtliche, sondern sehr häufig wieder eine parthenogenetische.

Die von Weismann angegebenen Resultate bedürfen nach neueren Forschungsergebnissen von Issakowitsch [1]) aus der Schule R. Hertwigs noch in der Hinsicht einer Berichtigung, daß die Experimente des soeben erwähnten Autors die Unabhängigkeit der Zahl der parthenogenetischen Generationen von dem Einfluß äußerer Faktoren nicht bestätigen. Im Gegenteil, es geht aus den Versuchsergebnissen von Issakowitsch hervor, daß die Ernährung und die Temperatur (letztere durch ihre Rückwirkung auf die Ernährung) für das Auftreten oder Verschwinden der Geschlechtstiere ausschlaggebend sind.

1) l. c. p. 566.

Es muß allerdings angenommen werden, daß unmittelbar der Fortpflanzungszyklus von gewissen bisher nicht analysierten Momenten abhängt und nur indirekt von äußeren Faktoren beeinflußt wird, welche eben diese inneren Bedingungen modifizieren.

Später hat sich noch eine ganze Reihe von Autoren mit diesem Thema befaßt und es wurde zu diesen Studien auch noch anderes Material, besonders Rotatorien herangezogen. Den größten Teil dieser Forschungsresultate habe ich bereits früher (vgl. p. 537 u. 541) besprochen, und zwar die Arbeiten von Issakowitsch, R. Hertwig, Nussbaum, Punnelt, Whitney, Scharfenberg, Woltereck, Papanicolau, Shull. Aus diesen Arbeiten[1]) geht hervor, daß die innere Disposition hier, wie Weismann richtig behauptet, eine äußerst wichtige Rolle spielt, daß jedoch die Bedingungen der äußeren Faktoren auf den Fortpflanzungszyklus auch nicht ohne Einfluß sind. Die Wirksamkeit dieser äußeren Faktoren hängt auch sehr viel von dem Zustande[2]) ab, in welchem sich die betreffende lebende Materie im Laufe der Generationen befindet.

Ein anderes ausgezeichnetes Beispiel für zyklische Fortpflanzung mit parthenogenetischen Generationen bilden die Aphiden. Die Entwicklung dieser Insektengruppe wurde seit einigen Jahren besonders sehr eingehend studiert. Ich möchte hier den Entwicklungszyklus von *Phylloxera vastatrix* kurz beschreiben, wobei ich mich hauptsächlich auf die Forschungsresultate und Schilderungen von Balbiani und Henneguy (15) stütze. Beim ersten Erwachen der Vegetation im Frühling findet man an der Weinrebe die jungen, flügellosen Weibchen. Diese Tiere zeichnen sich durch besondere Beweglichkeit und sehr stark entwickelten Geschlechtsapparat aus. Man kann an dem Ovarium ungefähr 50 Eierstockschläuche unterscheiden, ein Merkmal, welches in späteren Generationen bedeutend zurücktritt. Demgemäß ist auch die Fruchtbarkeit dieser Generation recht ansehnlich. Jedes Stammmutterweibchen legt ungefähr 50 Eier ab, nachdem es vorher stark gewachsen ist, was aus dem Vergleich von Fig. 112, welche ein jugendliches Weibchen, mit Fig. 113, welche die ausgewachsene Stammmutter darstellt, sofort ersichtlich ist (p. 673).

Diese Eier entwickeln sich parthenogenetisch und nach 8 Tagen schlüpfen aus ihnen Larven aus. Diese werden nach drei Häutungen reif und produzieren Eier, aus denen sich wieder eine neue, der Mutter ähnliche Generation parthenogenetisch entwickelt. Auf diese Weise wird ungefähr alle 20 Tage eine neue Generation erzeugt — die Zahl dieser parthenogenetischen Generationen ist aber bei verschiedenen Individuen recht variabel. Dabei ist noch zu beachten, daß die Fruchtbarkeit der aufeinander folgenden Weibchengenerationen abnimmt. Jede spätere Generation legt eine geringere Anzahl von Eiern ab. Es wurde von Balbiani festgestellt, daß diese Abnahme der Fruchtbarkeit der Weibchen aus späteren Generationen von einem gewissen Grad der Degeneration oder besser gesagt, der Reduktion des Geschlechtsapparates in den einzelnen aufeinander folgenden

1) Die Titel dieser Arbeiten sind im Literaturverzeichnis p. 565—569 angegeben.

2) Diese innere Anlage hat neuerlich Shull (31) in seiner sehr interessanten neuen Arbeit einer näheren Analyse unterzogen. Es würde aber über den Rahmen unserer Aufgabe hinausgehen, wenn ich hier auf diese in die Genetik greifenden Probleme eingehen wollte.

Generationen begleitet wird. Ein Blick auf Fig. 107 belehrt, daß die Anzahl der ovarialen Schläuche im Laufe der Generationen stark abnimmt und infolgedessen natürlich auch die Zahl der produzierten Eier immer mehr herabgesetzt wird.

Je nach der kürzeren oder längeren Reihe parthenogenetisch erzeugter Generationen von *Phylloxera* kann man in den Monaten Juli, August oder September feststellen, daß gewisse Larven in ihrem vegetativen Leben einen höheren Grad der Organisation gewinnen. Sie wachsen nämlich länger, machen statt der gewöhnlichen drei Häutungen ihrer fünf durch, bekommen Flügel und transformieren sich also zum vollkommen ausgebildeten geflügelten Insekt (Fig. 108).

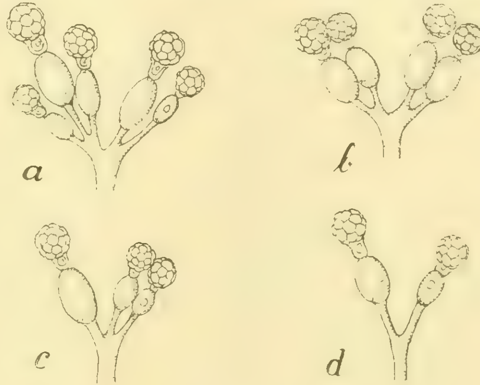


Fig. 107 a, b, c, d. Ovarien von den aufeinander folgenden Generationen von *Phylloxera vastatrix*. Der Vergleich der Struktur dieser Eierstöcke zeigt die Reduktion der eierbildenden Schläuche. Nach BALBIANI aus HENNEGUY (15).



Fig. 108. Beflügeltes Weibchen von *Phylloxera vastatrix*. Nach BALBIANI aus HENNEGUY (15).

Nur der Geschlechtsapparat dieses parthenogenetischen Weibchens ist sehr stark reduziert, noch mehr als in den vorhergehenden flügellosen Generationen. Oft ist das ganze Ovarium bis auf einen Schlauch reduziert. Dieses beflügelte Weibchen legt nur ein, zwei oder drei Eier ab, deren Größe verschieden ist. Man findet hier nämlich große, weibchenliefernde und kleine sich zu Männchen entwickelnde Eier. Die von beflügelten Weibchen produzierten Eier unterscheiden sich auch von denjenigen der vorhergehenden Generation, da die ersteren sich durch hexagonalartige Zeichnung auf der Eihülle auszeichnen,

dagegen die von den flügellosen Weibchen produzierten Eier mit glatter Hülle bedeckt sind. Fig. 109 stellt die drei Eiertypen dar: und zwar Fig. 109a ein von einem flügellosen Weibchen abgelegtes, Fig. 109b das vom beflügelten Weibchen abgelegte weibchenliefernde, Fig. 109c das vom beflügelten Weibchen abgelegte, sich zu Männchen entwickelnde Ei. Morgan (24) hat in seiner neuesten Arbeit eine sehr wichtige Tatsache festgestellt, daß nämlich männchen- und weibchengebende Eier nicht von einem und demselben Individuum produziert werden, sondern daß die Differenzierung bereits vorher stattgefunden haben muß; es gibt nach Morgan zwei Arten von beflügelten Weibchen, von denen die eine Art nur große (weibchenliefernde) Eier, die andere dagegen nur die kleinen (sich zu Männchen entwickelnden) Eier ablegt.

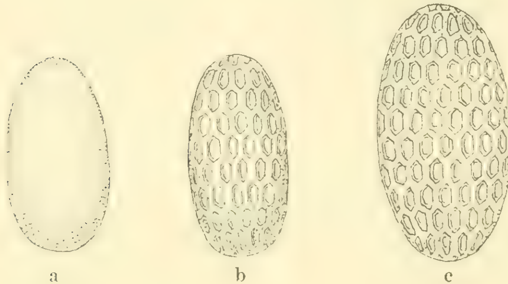


Fig. 109a, b, c. Drei Typen der von *Phylloxera vastatrix* abgelegten Eier. a ein von einem flügellosen Weibchen abgelegtes Ei, b das von einem beflügelten Weibchen abgelegte weibchenliefernde, c das vom beflügelten Weibchen abgelegte, sich zu Männchen entwickelnde Ei. Nach Balbiani aus Henneguy (15).



Fig. 110.

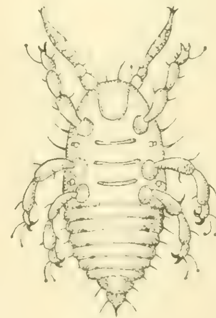


Fig. 111.

Fig. 110. Ein parthenogenetisch vom beflügelten Individuum gezeugtes befruchtungsbedürftiges Weibchen von *Phylloxera vastatrix.* Nach Balbiani aus Henneguy (15).

Fig. 111. Ein ebenso gezeugtes Männchen von *Phylloxera vastatrix.* Nach Balbiani aus Henneguy (15).

Aus den von beflügelten Weibchen abgelegten Eiern entwickelt sich also eine sexuelle Generation. Fig. 110 stellt ein Weibchen, Fig. 111 ein Männchen dieser Generation dar. Der Unterschied in der Größe und anderen morphologischen äußeren Merkmalen ergibt sich sofort aus dem Vergleich der beiden Individuen. Diese Generation ist wieder flügellos; der Verdauungsapparat ist rückgebildet,

die Individuen nehmen überhaupt keine Nahrung auf. Der Geschlechtsapparat ist ebenfalls stark reduziert, in dem Ovarium wird nur ein einziges, aber befruchtungsbedürftiges Ei erzeugt. Nach der Befruchtung kriecht das Weibchen unter die Rinde der Weinrebe hinein, legt dort das Ei ab und stirbt bald darauf. Dieses befruchtete Ei hat den Charakter eines Wintereies (Fig. 112) und führt ein latentes Leben den ganzen Winter hindurch, bis es im Frühjahr wieder zum Leben erwacht. Das daraus ausschlüpfende Weibchen, welches die Stammmutter darstellt (Fig. 113 u. 114) unterscheidet sich wie bereits erwähnt von anderen Generationen durch sein sehr stark entwickeltes Ovarium und durch große Fruchtbarkeit; wir haben also den ganzen Entwicklungszyklus geschildert[1]).

In den Zeugungszyklen, sowohl denen mit parthenogenetischer Entwicklung als auch denen, bei welchen die Befruchtung entwicklungserregend wirkt, hat der Befruchtungsakt die Bedeutung eines die Er-

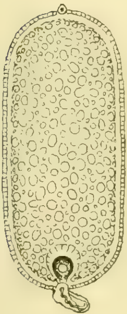


Fig. 112.

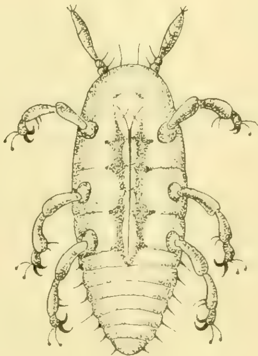


Fig. 113.

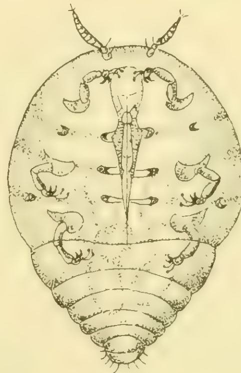


Fig. 114.

Fig. 112. Ein Winterei von *Phylloxera vastatrix.* Oben Micropyle, unten ein zum Befestigen des Eies dienender Stiel. Nach BALBIANI aus HENNEGUY (15).

Fig. 113. Stammmutter von *Phylloxera vastatrix,* jugendliches Individuum nach dem Ausschlüpfen aus dem Winterei. Nach BALBIANI aus HENNEGUY (15).

Fig. 114. Stammmutter von *Phylloxera vastatrix*, ausgewachsenes Individuum. Nach BALBIANI aus HENNEGUY (15).

höhung der Fruchtbarkeit der Tiere veranlassenden Momentes. Die Befruchtung hat die Bedeutung des Faktors, welcher ein durch Sterilität verursachtes Aussterben der Art verhindert. Diese Bedeutung der sexuellen Erscheinungen haben wir nicht nur bei den sich parthenogenetisch entwickelnden, sondern auch bei den sich vegetativ fortpflanzenden Tieren kennen gelernt, was bereits in einem der ersten Kapitel der Zeugungsphysiologie erwähnt wurde. Den letzten Typus der Parthenogenese bildet die larvale Parthenogenese oder Pädogenese (WAGNER und v. BAEHR, 37, 38) oder Progenese (GIARD, 11). So bezeichnet man die Erscheinung der vorzeitigen

1) Bei verschiedenen Aphidenarten sind selbstverständlich die Modifikationen des hier geschilderten Fortpflanzungszyklus sehr wesentlich. Ich werde jedoch darauf nicht näher eingehen. In der Insektenmonographie von HENNEGUY, in der neuesten Arbeit von T. H. MORGAN sind mehrere solche Fortpflanzungszyklen beschrieben.

Reifung des Geschlechtsapparates, so daß er schon im larvalen Stadium zur Parthenogenese fähige Eier produziert. Es ist einleuchtend, daß die Bezeichnung „Pädogenese“ vielleicht deshalb nicht als ganz exakt gelten kann, da es in vielen Fällen nicht ganz leicht ist zu unterscheiden, ob wir es in der Tat mit einem larvalen oder gewissermaßen rückgebildeten Organismus zu tun haben. So können z. B. die flügellosen Generationen der Aphiden als larvale Stadien der beflügelten Generationen aufgefaßt werden, und in diesem Falle müßte man auch bei Aphiden von Pädogenese sprechen, wie es in der Tat manche Autoren (Giard) tun. Die Pädogenese ist zum ersten Male von N. Wagner (37) im Jahre 1862 bei den Gallmücken (Cecidomyidae) beschrieben worden.

Einen klassischen Fall von Pädogenese stellt z. B. die Entwicklung mancher parasitischer Trematoden dar. Ein ähnlicher Entwicklungszyklus wurde von Leuckart bei Fascioliden beschrieben. Aus dem befruchteten Ei bildet sich hier die Larve, welche als Miracidium bezeichnet wird. Im Larvenstadium gelangen diese Tiere aus dem Wasser, in welchem sie einige Zeit lang herumgeschwommen sind, in eine Wasserschnecke, werfen im Organismus des neuen Wirtes das Wimperkleid ab, erfahren gewisse morphologische Veränderungen und werden zu Sporocyten. Trotzdem nun diese ihrer Organisation nach als embryonale Organismen betrachtet werden müssen, enthalten sie zur parthenogenetischen Entwicklung befähigte Keimzellen, welche im Innern des larvalen Mutterorganismus sich zu Larven der Geschlechtstiere, zu sogenannten geschwänzten Cercarien entwickeln.

Vom physiologischen Standpunkte erscheint mir dieser Vorgang aus dem Grunde interessant, weil hier die Veränderung der äußeren Lebensbedingungen, unter welchen die Larve Miracidium vorher gelebt hat, das Auslösungsmoment für die parthenogenetische Entwicklung bildet. Die Keimzellen des Miracidiums verbleiben so lange inaktiv, als das Miracidium im Wasser lebt. Nachdem jedoch wieder das parasitische Leben begonnen hat, wird die Bildungspotenz der Keimzellen in der Larve aktiviert, und es beginnt die Parthenogenese, resp. die Pädogenese.

Die Pädogenese wurde bei mehreren Insektenarten beschrieben, die betreffende Literatur findet man bei Henneguy zusammengestellt. Wie bereits erwähnt, wurde die Erscheinung der Pädogenese zum ersten Male eben bei Insekten festgestellt. Wagner hat nämlich nachgewiesen, daß im Innern der Gallmückenlarven noch vor Abschluß ihrer vegetativen Entwicklung die neuen Larven parthenogenetisch entstehen. Nach den Untersuchungen von Grimm (14) und A. Schneider sind die Larven der Mücke *Chironomus Grimmi* befähigt, Eier abzulegen, welche sich ohne Befruchtung entwickeln können. Da den völlig entwickelten Insekten dieser Art ebenfalls die Eigenschaft zukommt, sich parthenogetisch zu entwickeln, so erscheint die Ansicht von Henneguy (15) berechtigt, daß *Chironomus Grimmi* den Uebergang von der normalen Parthenogenese zu Pädogenese bildet.

Die physiologischen Momente, welche die Anregung zur natürlichen Parthenogenese bilden, sind bisher bei den Tieren nicht erforscht. Auf das Problem der Entwicklungserregung werde ich in

einem der nächsten Kapitel näher eingehen. An dieser Stelle genügt die Bemerkung, daß nach der Ansicht der meisten Forscher das parthenogenetische Ei sich von dem befruchtungsbedürftigen dadurch unterscheidet, daß das erstere sich selbst diejenigen Momente zu schaffen vermag, welche bei der Entwicklungserregung als wesentlich betrachtet werden und welche dem befruchtungsbedürftigen erst durch das Spermatozoon beigebracht werden müssen. Wenn man also die Ansicht vertritt, daß sich das entwicklungsbedürftige Ei erst entwickeln kann, nachdem es durch das aktive Centrosom des Samenfadens ergänzt wird, so nimmt man an, daß das parthenogenetische Ei ein aktives Centrosom „von Haus aus" besitzt. Faßt man den Befruchtungsvorgang als katalytischen Prozeß auf, so wird gleichzeitig angenommen, daß das Ei die katalytische Substanz hier selbst zu produzieren vermag. Näheres darüber werden wir weiter unten anführen.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß dies eigentlich keine Erklärung, sondern nur eine Umschreibung der Tatsachen ist.

Anhang. Parthenogenese bei Pflanzen.

Anhangsweise möchte ich hier noch über die Parthenogenese bei Pflanzen berichten. Eine ausgezeichnete Zusammenstellung der ganzen diesbezüglichen Literatur ist von Winkler (48) veröffentlicht worden; indem ich mich hier nur auf die wichtigsten Punkte beschränke, verweise ich im übrigen auf diese Arbeit. Es muß hier gleich am Eingang hervorgehoben werden, daß unter den Botanikern keineswegs Einigkeit darüber herrscht, welche Fortpflanzungsart bei den Pflanzen eigentlich als Parthenogenese bezeichnet werden kann. Der ganze Streit gipfelt nämlich darin, daß die Autoren nicht darüber einig sind, was das Kriterium der Keimzelle bildet. Ein ansehnlicher Teil der Botaniker ist der Meinung, daß man als Keimzelle nur jenes Element bezeichnen soll, dessen Kern eine reduzierte Chromosomenzahl enthält, und diese Anschauung vertreten Juel, Murbeck, Guérin, Strasburger u. a. Finden wir dagegen in der Zelle, welche den Ausgangspunkt der Entwicklung bildet, eine unreduzierte Anzahl von Chromosomen (ist sie also diploid-chromosomig), so hat diese Fortpflanzungsweise nach den genannten Autoren mit der Parthenogenese nichts zu tun, man soll diese Erscheinung vielmehr als eine Art der vegetativen Fortpflanzung auffassen; sie wird von Strasburger als Apogamie bezeichnet. „Streng genommen — sagt Strasburger (33, p. 113) — würde somit der aus einem apogamen ‚Ei' sich entwickelnde ‚Keim' auch nur einen Adventivkeim darstellen, und der Vorgang ließe sich als oogame Apogamie bezeichnen." Auch in seiner neueren Arbeit über Apogamie bei *Marsilia* hält Strasburger an seinen früher ausgesprochenen Ansichten fest. „Indem ich diesen neuen Fall den apogamen Vorgängen anreihe, bleibe ich nur den Prinzipien treu, die mich auch in meiner Alchimille-Arbeit geleitet haben und die mich veranlassen, den Schwerpunkt der Erscheinung in die ausbleibende Reduktion der Chromosomenzahl zu verlegen" (Strasburger, 34, p. 163). Eine ganz entgegengesetzte Meinung vertritt H. Winkler. Dieser Forscher führt in seiner Arbeit Argumente an, welche beweisen sollen, daß das diploide Ei einer somatischen Sporophytenzelle nicht gleichwertig ist. So hebt er z. B. hervor, daß aus der diploiden Eizelle ein männliches

Individuum hervorgehen kann. „Wäre nun die diploide Eizelle einer beliebigen Körperzelle gleichwertig, so könnte das nicht der Fall sein, da dann das Tochterindividuum dasselbe Geschlecht wie die Mutterpflanze haben müßte.“ Ferner bringt Winkler Argumente vor, daß der diploiden Eizelle der Keimzellcharakter zukommt.

Auf Grund dieser Argumente kommt Winkler (48) zu dem Schluß, daß haploide und diploide Keimzellen vollkommen gleichwertig sind.

Es ist einleuchtend, daß die von Overton (27), Strasburger u. a. vertretene Anschauung eine Einengung des Parthenogenesebegriffes zur Konsequenz haben muß. Winkler glaubt dagegen, daß bedeutend mehr Fortpflanzungsfälle als Parthenogenese qualifiziert werden sollten. Während also die ersteren behaupten, daß man von der Parthenogenese nur dort sprechen darf, wo die Entwicklung ohne Befruchtung des haploid-chromosomigen Eies beginnt, läßt letzterer auch noch solche Fälle als Parthenogenese gelten, in denen das diploid-chromosomige Ei den Ausgangspunkt für die Entwicklung bildet. Ich bin weit davon entfernt, mich auf das Gebiet der Botanik einzulassen und über dieses Problem zu entscheiden. In der Tierwelt, wo allerdings die vegetative Fortpflanzung lange nicht so weit wie bei den Pflanzen verbreitet ist, werden die Fälle der Entwicklung aus dem unbefruchteten Ei, mag ihr Kern reduziert oder nur teilweise reduziert sein, oder auch überhaupt keine Reduktion erfahren haben, stets als Parthenogenese bezeichnet. Damit ist jedoch noch nicht gesagt, daß im Pflanzenreich, in welchem die Zeugungsverhältnisse doch in vielen Punkten differieren, dasselbe der Fall sein muß.

Die Anzahl jener Fälle, welche sensu stricto von allen Botanikern als Parthenogenese (von Winkler als generative Parthenogenese) bezeichnet werden, ist in der Pflanzenwelt nicht besonders groß. Die Angaben von Nathansohn (25), nach welchen die Parthenogenese bei manchen *Marsilia*-Arten durch Temperaturveränderungen hervorgerufen werden kann, haben sich sodann im Lichte der Forschungen von Strasburger als unrichtig erwiesen. Die konstante Parthenogenese scheint aller Wahrscheinlichkeit nach bei *Spirogyra mirabilis* vorzukommen. Die bei *Spirogyra groenlandica* vorkommende Fortpflanzung trägt wieder den Charakter fakultativer resp. exzeptioneller Parthenogenese. In der Regel hat man hier mit der sexuellen Fortpflanzung zu tun, es können jedoch die Sporen auch parthenogenetisch erzeugt werden. Durch den Einfluß äußerer Momente ist es Klebs (16) gelungen, an *Spirogyra inflata* und *varians* ebenfalls Parthenogenese zu veranlassen, und Braun (6) stellte schon im Jahre 1857 fest, daß bei *Chara crinita* die parthenogenetische Entwicklung stattfindet. Längere Zeit waren jedoch die Kernverhältnisse nicht genauer erforscht, man wußte demnach auch nicht, ob hier echte Parthenogenese vorliegt. Erst aus der neueren Arbeit von Strasburger geht hervor, daß die Chromosomenanzahl in dem Ei reduziert ist, daß wir es also mit Parthenogenese (generativer Parthenogenese Winklers) zu tun haben.

Außer diesen von allen Autoren als Parthenogenese anerkannten Fällen gibt es bei den Pflanzen, wie oben erwähnt, noch solche Fortpflanzungstypen, bei welchen den Ausgangspunkt der Entwicklung das Ei mit unreduzierter Chromosomenzahl bildet. Diese Fortpflanzungsform, welche von vielen Autoren als vegetativ bezeichnet

wird, nennt WINKLER somatische Parthenogenese. Sie tritt bedeutend häufiger als die echte generative Parthenogenese auf. Sie wurde bei *Athyrium Filix femina*, *Scolopendrium vulgare*, *Marsilia Drumondii* beobachtet. Bei der letzterwähnten Pflanze wurde sie neuerdings von STRASBURGER sehr genau cytologisch untersucht.

Bei Phanerogamen wurde die somatische Parthenogenese bei *Antennaria* (JUEL), bei *Alchimilla* (MURBECK, STRASBURGER) beschrieben. Besonders interessant sind die Beobachtungen, welche an der Ranunculaceen-Gattung *Thalictrum* von OVERTON gemacht wurden. Aus den Forschungen dieses Autors folgt, daß diese Pflanze zwei Eierarten produziert, deren eine zur parthenogenetischen, die andere dagegen zur sexuellen Entwicklung befähigt ist. Auch bei den Compositen *Taraxacum* und *Hieracium* wurden Studien über Parthenogenese gemacht. WINKLER (47) hat neuerdings bei der Thymeläacee *Wikstroemia indica* durch Kastrationsversuche festgestellt, daß die Fruchtbildung hier ohne Mitwirkung des männlichen Elementes erfolgen kann.

Von den Botanikern wurde ebenfalls die Frage nach den Auslösungsmomenten der Parthenogenese [1]) öfters erörtert. Es wurde von mehreren Autoren hervorgehoben, daß die Aenderungen lokaler Ernährungsbedingungen, welche das Ei betreffen, als Entwicklungsreiz aufzufassen sind. Diese Ansicht vertritt z. B. STRASBURGER und motiviert sie damit, daß in den daraus entstandenen Samen die Zellen stark gefüllt sind. Dieses Nährmaterial wird nicht ausgenützt, da die sexuelle Keimerzeugung unterbleibt und die Ansammlung des Nährmaterials die Anregung zur lokalen vegetativen Entwicklung gibt. Die meisten Fälle dieser Fortpflanzungsart sind als vegetative Fortpflanzung aufzufassen. Eine andere Anschauung, und zwar die von OVERTON, geht dahin, daß die Entwicklung in solchen Fällen auf Aenderungen in dem physikalischen Zustande der Eiumgebung zurückgeführt werden muß. Dieser Autor hat nämlich vor der Entwicklung bei *Thalictrum purpurascens* in der Hülle des Eies gewisse Veränderungen festgestellt und vermutet, daß sie wieder osmotische Bedingungen des Eies zur Folge haben.

Eine eingehende Würdigung aller dieser Erklärungen, sowie der gegen dieselben erhobenen Einwände findet man in WINKLERS Arbeit (vgl. 48, p. 126 ff.).

Literatur.

(Kapitel IV G. und H. Vorbereitung des Eies zum Entwicklungsprozeß, natürliche Parthenogenese.

1. **Barfurth, D.**, *Versuche über die parthenogenetische Furchung des Hühnereies. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2 (1895).*
2. **Barthélemy, L.**, *Études et considérations générales sur la parthénogenèse. Ann. Sc. natur. Zool., Sér. 4 T. 12 (1859).*
3. **Blochmann, F.**, *Ueber die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb., Bd. 12 (1887).*
4. **Boveri, Th.**, *Polarität der Ovocyte, Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus. Zool. Jahrb., Bd. 14 (1901).*

4a. **Brandt, J.**, *und* **Ratzenburg**, *Medizinische Zoologie oder getreue Darstellung und Beschreibung der Tiere, Berlin 1829.*

---

1) Es handelt sich hier nicht um echte generative, sondern die von WINKLER als somatische Parthenogenese bezeichnete Fortpflanzungsform.

5. **Brauer, A.**, *Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43 (1893).*
6. **Braun, A.**, *Ueber Parthenogenesis bei Pflanzen. Abhandl. d. K. Akad. zu Berlin, phys. Kl., 1856.*
7. **Delage, Y.**, *Études expérimentales sur la maturation cytoplasmique et sur la parthénogenèse expérimentale. Arch. de Zool. expér., T. 9 (1909).*
8. **Dickel, F.**, *Das Prinzip der Geschlechtsbildung, Darmstadt 1898.*
9. — *Die Ursachen der geschlechtlichen Differenzierung im Bienenstaat. Pflügers. Arch., Bd. 95 (1903).*
10. **Dzierzon, J.**, *Noch etwas über die Befruchtung der Königin. Eichst. Bienen.-Ztg., Bd. 1 (1845).*
11. — *Bestimmung und Bestimmungslosigkeit der Drohnen. Ebenda, 1846.*
12. **Garbowski, T.**, *Parthenogenese bei Porthesia. Zool. Anz., Bd. 27 (1904).*
13. **Giard, A.**, *Sur la progenèse. Bull. sc. de la France et de la Belgique, T. 18 (1887).*
14. **Grimm, O.**, *Die ungeschlechtliche Fortpflanzung einer Chironomus-Larve und deren Entwicklung aus dem unbefruchteten Ei. Mem. Ac. Imp. S. Pétersb., Sér. 7 T. 15 (1870).*
15. **Henneguy, F.**, *Les Insectes, Paris 1904.*
16. **Klebs, G.**, *Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, Jena 1896.*
17. **v. Lenhossék, M.**, *Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen, Jena 1903.*
18. **Leuckart, R.**, *Bericht über Zergliederung einer unbefruchtet ein- und durchgewinterten Bienenkönigin. Eichstädt. Bienen-Ztg., Bd. 11 (1855).*
19. — *Sur l'arrhénotokie et la parthénogenèse des abeilles et des autres Hyménoptères qui vivent en société. Bull. Acad. Roy. Bruxelles, Sér. 2 T. 12 (1857).*
20. **Loeb, J.**, *Ueber Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei (Asterias Forbesii) und deren Bedeutung für die Theorie der Befruchtung. Arch. f. ges. Phys., Bd. 93 (1902).*
21. — *and* **Lewis, W. H.**, *On the prolongation of the life of the unfertilized eggs of the Sea-urchins by Potassium-cyanide. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 6 (1902).*
22. **Maillot, E.**, *Leçons sur la ver à soie du mûrier, Montpellier 1885.*
23. **Maupas, E.**, *Modes et formes de reproduction des Nématodes. Arch. de Zool. expér., Sér. 3 T. 8 (1901).*
24. **Morgan, J. H.**, *A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. of exper. Zool., Vol. 7 (1909).*
25. **Nathansohn, A.**, *Ueber Parthenogenesis bei Marsilia und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. Ber. d. Bot. Ges., Bd. 18 (1900).*
26. **Nussbaum, M.**, *Parthenogenese bei den Schmetterlingen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 53 (1898).*
27. **Overton, J.**, *Ueber Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 22 (1904).*
28. **Petrunkewitsch, A.**, *Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 14 (1901).*
29. — *Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Ebenda, Bd. 17 (1902).*
30. **Schaxel, J.**, *Das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der Eireifung, Furchung und ersten Organbildung der Echinodermen. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 76 (1911).*
31. **Shull, A. F.**, *Studies in the life cycle of Hydatina senta. III. Internal factors influencing the proportion of male producers. Journ. of exper. Zool., Vol. 12 (1912).*
32. **Siebold, C.**, *Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Ein Beitrag zur Fortpflanzungsgeschichte der Tiere, Leipzig 1856.*
33. **Strasburger, E.**, *Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 41 (1904).*
34. — *Apogamie bei Marsilia. Flora, Bd. 97 (1907).*
35. **Tichomiroff, A.**, *Die künstliche Parthenogenesis bei Insekten. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1886.*
36. — *Nochmals über Parthenogenesis bei Bombyx mori. Zool. Anz., Jahrg. 11 (1888).*
36a. **Verson, A.**, *Ueber Parthenogenesis bei Bombyx mori. Zool. Anz., Jahrg. 10 (1888).*
37. **Wagner, N.**, *Spontane Fortpflanzung bei Insektenlarven. Denkschr. d. K. Kasanschen Univ., 1862.*
38. — *Beitrag zur Lehre von der Fortpflanzung der Insektenlarven. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 13 (1863).*
39. **Weismann, A.**, *Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden. I. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 27 (1876).*
40. — *Dasselbe. II—IV. Ebenda, Bd. 28 (1877).*

41. **Weismann, A.**, *Dasselbe. VI u. VII. Ebenda, Bd. 33 (1880).*
42. — *Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern. Zool. Anz., Jahrg. 9 (1886).*
43. — *Ueber die Zahl der Richtungskörper und ihre Bedeutung für die Vererbung, Jena, Fischer, 1887.*
44. — *Ueber die Parthenogenese der Bienen. Anat. Anz., Bd. 21 (1900).*
45. — *und* **Ishikawa, Ch.**, *Ueber die Bildung der Richtungskörper in tierischen Eiern. Ber. d. Naturf. Ges. Freiburg, Bd. 3 (1887).*
46. **Wilson, E. B.**, *Experiments on cleavage and localisation in the Nemertine-egg. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 16 (1903).*
47. **Winkler, H.**, *Ueber Parthenogenesis bei Wikstroemia indica. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 22 (1904).*
48. — *Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progr. rei botan. Bd. 2 (1908).*

J. Physiologie der Besamungs- und Begattungsvorgänge.

1. Die Ursachen für die Annäherung der Geschlechtselemente vor der Befruchtung.

Wir haben bereits oben gesehen, daß die Aktivierung der Entwicklungspotenz des Eies erst durch den Befruchtungsprozeß, d. h. durch Kopulation des Eies mit dem Spermatozoon zustande kommt. Es ist selbstverständlich, daß die männlichen und die weiblichen Geschlechtselemente sich dazu begegnen müssen und dieser Vorgang wird als Besamung bezeichnet. Die Besamung ist also von der Befruchtung zu unterscheiden, da bei diesem Prozeß die Verschmelzung beider Geschlechtszellen stattfindet. Bekanntlich unterscheidet man in der Biologie eine „äußere" und eine „innere" Befruchtung, je nachdem sich die Kopulation der sexuellen Elemente außerhalb des mütterlichen Organismus oder in den weiblichen Geschlechtswegen vollzieht.

Bei der äußeren Befruchtung werden die Eier und Spermatozoen nach außen, gewöhnlich in ein flüssiges Medium entleert, wo die Spermatozoen dank ihrer Bewegungsfähigkeit den weiblichen Geschlechtselementen begegnen und mit ihnen kopulieren. Es drängt sich bei der Erwägung dieses Vorganges die Frage auf, welche Momente die Annäherung der Geschlechtselemente fördern. Bei vielen Tierklassen ist der ganze Prozeß schon dadurch erleichtert, daß die die Geschlechtselemente produzierenden Tiere in der Periode der Sexualreife sich einander nähern, so daß Weibchen und Männchen ihre Geschlechtselemente in verhältnismäßig geringer Entfernung voneinander entleeren. Es ist in der Biologie allgemein bekannt, daß die Tiere, bei denen auch äußere Befruchtung stattfindet, in der Saison starker Sexualerregung miteinander kopulieren (Frösche), so daß die Eier direkt mit dem entleerten Sperma begossen werden. Das ist aber lange nicht bei allen Tierklassen der Fall. Bei vielen Arten erfolgt die Entleerung der Geschlechtszellen von den Geschlechtsindividuen ganz unabhängig voneinander, so daß die Geschlechtselemente sich erst einander nähern müssen, wenn die Befruchtung stattfinden soll. Aber auch bei Tieren mit äußerer Befruchtung und gleichzeitiger Kopulationserscheinung muß man doch nach Momenten fragen, welche das Zusammentreffen der Eier mit den Spermatozoen erleichtern. Wahrscheinlich müssen solche Faktoren auch in den Fällen von innerer Befruchtung wirken, denn in Anbetracht der kleinen Dimensionen der Geschlechtszellen ist die Begegnung der Sexual-

elemente in den weiblichen Geschlechtselementen noch nicht ohne weiteres verständlich.

Die Faktoren, welche jene Annäherung der Spermatozoen an die Eier bewirken, müssen unzweifelhaft mit den physiologischen Eigenschaften der Geschlechtszellen in Zusammenhang stehen. Die betreffenden Forschungsresultate habe ich bereits oben (vgl. p. 585—591) dargestellt. In Betracht kommen nämlich bewegungsrichtend wirkende Momente; wir denken hier an Rheotropismus, thigmotaktische und chemotaktische Eigenschaften der Spermatozoen und die sekretorischen Eigentümlichkeiten der Eier resp. bestimmter Schleimhautpartien der weiblichen Geschlechtswege. Ich muß aber auch hier noch einmal betonen, daß bisher am tierischen Material nicht positiv nachgewiesen wurde, daß diese kausalen Momente in der Tat in der Annäherung der Geschlechtszellen bei dem Zeugungsakt entscheidend sind. Das Problem ist also bisher noch nicht entschieden; es unterliegt aber keinem Zweifel, daß die Lösung dieser Frage durch das Studium der physiologischen Eigenschaften der Geschlechtszellen zu erwarten ist.

2. Begattung im Tierreiche.

Dieser Prozeß findet in den meisten Tiergruppen statt als ein Vorgang, welcher dem Befruchtungsprozeß vorhergeht. Die Begattung beruht auf vorübergehender Vereinigung zweier Individuen von verschiedenem Geschlechte, welche die Besamung der Eier bezweckt. Während oder am Ende des Begattungsprozesses werden also die Geschlechtselemente von den sich begattenden Organismen entleert und es wird dadurch die Besamung der Eier, d. i. die Annäherung der Spermatozoen zu den weiblichen Sexualzellen eingeleitet. In der Regel befinden sich also die Geschlechtsorgane der sich begattenden Partner bereits in reifem Zustand. Wir werden aber noch sehen, daß bei gewissen Tierarten die Begattung schon früher beginnt und sehr lange dauert, so daß sich während des Begattungsprozesses die Reifung der Geschlechtsprodukte vollzieht.

Begattungserscheinungen lassen sich bei sämtlichen Tierklassen konstatieren, bei denen innere Befruchtung stattfindet, sie kommt aber auch sehr oft bei Typen mit äußerer Befruchtung vor. Wir wollen im nachfolgenden die einzelnen Tierklassen und Gruppen in dieser Beziehung besprechen, wobei wir uns selbstverständlich nur auf die wichtigsten Punkte beschränken werden.

a) Protozoen.

Die bei den Protozoen beobachteten Befruchtungsvorgänge können, wie aus der Zoologie bekannt ist, entweder auf Kopulation oder auf Konjugation beruhen. Doflein (25) charakterisiert den Unterschied zwischen diesen beiden Erscheinungen folgendermaßen: „Tritt bei der Befruchtung eine vollständige Verschmelzung der beiden beteiligten Individuen ein, so nennen wir den Vorgang Kopulation. Als Konjugation bezeichnen wir dagegen die vorübergehende Vereinigung zweier Individuen, welche bei dieser Gelegenheit Kernsubstanzen untereinander austauschen.“ (Doflein, 25, p. 172.) Nun drängt sich die Frage auf, ob bei den Protozoen ein Prozeß stattfindet, welcher sich mit der Begattungserscheinung der höheren Tiere

analogisieren ließe. DOFLEIN ist der Ansicht, daß die Phase der Annäherung der Protistenindividuen vor dem Befruchtungsprozeß der Begattung der Metazoen entspricht. Ich glaube, daß diese Behauptung nur in speziellen Fällen begründet ist. Man darf nämlich den Unterschied zwischen der Besamung und Begattung nicht vergessen. Nähern sich solche Elemente einander, welche als Geschlechtszellen fungieren, welche also sich gegenseitig befruchten, so darf man nicht von Begattung, sondern von Besamung sprechen. Diese Elemente sind nämlich zu dieser Zeit mit den Sexualelementen der Metazoen gleichwertig. Auch in allen jenen Fällen, wo speziell angepaßte Elemente, die von protozoalen Individuen differenziert worden sind, sich miteinander vereinigen, kann von einem der Begattung analogen Vorgange nicht die Rede sein, sondern man hat vor sich den Prozeß der Besamung. Vereinigen sich dagegen zwei Individuen miteinander, die im Begriffe sind, ihre spezialisierten Sexualzellen auszubilden, die sodann miteinander kopulieren — so steht ein solcher Vorgang der Begattung bei Metazoen am nächsten. Als ein gewissermaßen analoger Fall kann z. B. der Geschlechtsvorgang vom *Coccidium Adelea ovata* gelten, der aus den Arbeiten von SIEDLECKI (104) bekannt ist. Fig. 115—119 stellen

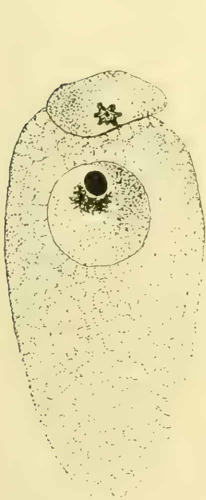


Fig. 115.



Fig. 116.



Fig. 117.



Fig. 118.

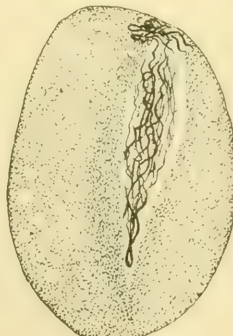


Fig. 119.

Fig. 115—119. Geschlechtsverhältnisse bei *Adelea ovata*. Fig. 115. Oben Mikrogametocyt, unten Makrogametocyt. Fig. 116 u. 117. Zwei aufeinander folgende Stadien der Ausbildung der Mikrogameten im Mikrogametocyt. Fig. 118. Vier Mikrogameten im reifen Zustande. Einer von ihnen ist in einen in Reifung begriffenen Mikrogametocyten eingedrungen. Links oben Restkörper des Mikrogametocyten. Fig. 119. Befruchtungsstadium. (Nach M. SIEDLECKI, 104.)

eben den Prozeß dar, welcher sich noch am besten mit dem Begattungsvorgang vergleichen ließe. Wir sehen hier die beiden Individuen miteinander vereinigt. Es ist aber hier zu beachten, daß auch diesen Elementen nicht der Wert des ganzen Individuums zukommt, sondern daß es bereits geschlechtlich differenzierte Wesen sind, die als Makro- und Mikrogametocyten bezeichnet werden. Immerhin sind sie noch nicht mit den Geschlechtselementen der Metazoen gleichwertig. In Fig. 116 sehen wir die weiteren Umbildungen des Mikrogametocyten. Fig. 117 läßt schon 4 Mikrogameten erkennen, die sich in späterem Stadium (Fig. 118) weiter differenziert haben. Auch der Makrogametocyt hat seine Struktur, besonders im Kern, verändert (Fig. 118), so daß hier auch gründliche Umwandlungen stattgefunden haben, bevor der Befruchtungsprozeß beginnt (Fig. 119 u. 120).

Aber auch in solchen Fällen ist die Analogie mit den Begattungserscheinungen der Metazoen recht locker.

b) Planuloidea.

Was die Klasse der Planuloiden betrifft, so finden wir bezüglich der Begattungserscheinungen die Literaturangaben in der vorzüglichen Arbeit von M. CAULLERY und A. LAVALLÉE (18), welche die Befruchtung und Entwicklung bei den Orthonectiden gründlich studiert haben. Die Männchen können auf den ersten Blick durch kleinere Dimensionen von den Weibchen unterschieden werden. Die morphologischen Differenzen läßt Fig. 120 sofort erkennen. Die Begattungsvorgänge wurden in vivo in einem Kristallglas unter der binokularen Lupe beobachtet. CAULLERY und LAVALLÉE (18) haben gesehen, daß die Männchen sehr oft an den Weibchen vorüberschwimmen, ohne zu kopulieren; und es scheint ein Zusammentreffen beider Geschlechter lediglich vom Zufall abzuhängen. Etwa 10—15 Minuten nachdem man Weibchen und Männchen in ein Gefäß gebracht hat, kann man beobachten, daß die Männchen von den Weibchen gewissermaßen geschleppt werden: oft sieht man zwei oder sogar drei Männchen im Ciliarapparat der hinteren Körperhälfte des Weibchens haften. Diese körperliche Vereinigung der Männchen mit den Weibchen dauert nur kurze Zeit, ist nie sehr intim und es scheint das Männchen durch die Wimperhaare des Weibchens festgehalten worden zu sein. Fig. 120 zeigt eben das Stadium der Kopulation, wobei die Spermatozoiden wahrscheinlich durch das vordere Ende des männlichen Körpers entleert werden. Die Spermatozoen gelangen in das Innere des weiblichen Organismus durch den Genitalporus, dessen Existenz im weib-

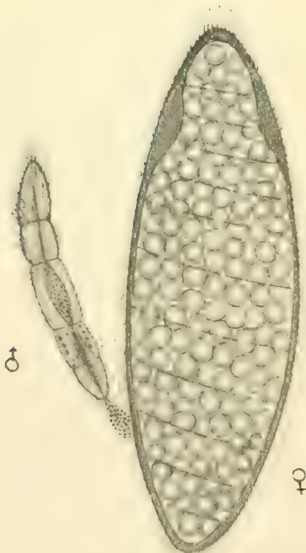


Fig. 120. Kopulation des Orthonectiden *Rhopalura Ophiocomae*. Im mittleren Teil des Männchens ist der Hoden (punktiert, spindelförmig) sichtbar. Zwischen dem Männchen und Weibchen sind Spermatozoen wahrnehmbar. (Nach CAULLERY und LAVALLÉE, 18.)

lichen Körper der Orthonectiden von CAULLERY und MESNIL (19) festgestellt worden ist.

c) Pflanzentiere (Coelenterata).

Bei den Cölenteraten brauchen wir uns nicht aufzuhalten, da bei diesen Tieren keine Begattung stattfindet. Die Geschlechtselemente werden in das umgebende Medium entleert und hier findet die Besamung und Befruchtung statt. Ich möchte hier nur bemerken, daß bei manchen Gruppen der Cölenteraten (Spongien) die Besamung sich innerhalb des mütterlichen Organismus vollzieht. Die hier eingedrungenen Spermatozoen regen die Eier zur Entwicklung an, welche ihre ersten Phasen im Mesenchym des mütterlichen Körpers durchlaufen. Auch bei den Anthozoen vollzieht sich die Besamung, Befruchtung und die Entwicklung bis zum Larvenstadium im mütterlichen Körper. In anderen Cölenteratengruppen findet die Besamung oft weit vom elterlichen Körper statt, so daß auch die Entwicklung gleich von allem Anfang an ganz unabhängig von der Mutter verläuft.

d) Würmer (Vermes).

Im Würmerstamm herrscht eine große Mannigfaltigkeit in bezug auf die Geschlechtsverhältnisse, es müssen also die einzelnen Klassen und Ordnungen einzeln besprochen werden.

α) In der Klasse der **Plathelminthen** sind zuerst die Geschlechtsverhältnisse in der Ordnung der Strudelwürmer (Turbellarien) beachtenswert. v. GRAFF (42) gibt in seinem monumentalen monographischen Werke eine gründliche Beschreibung dieses Vorganges mit der Besprechung der betreffenden Literatur. Die Strudelwürmer sind bekanntlich Hermaphroditen. In der Acölen-Unterordnung der Turbellarien haben wir es mit dem sogenannten protandrischen Hermaphroditismus zu tun, welcher darin besteht, daß die männliche Geschlechtsreife nicht gleichzeitig mit der weiblichen desselben Individuums eintritt: die Individuen werden zuerst männlich und erst später weiblich geschlechtsreif. Diese Tatsache ist von großer Bedeutung schon aus dem Grunde, weil dadurch die Selbstbefruchtung ausgeschlossen ist. v. GRAFF gibt an, daß männlich reife Individuen sich wahrscheinlich ältere Genossen aussuchen, bei welchen die weibliche Reife schon herannaht, „um ihr Sperma vermittelst des Penis in die Bursa seminalis der letzteren zu übertragen, und harren, nachdem sie aktiv dem Begattungstriebe gefrönt haben, jüngerer Artgenossen, um diesen als passive Weibchen zu dienen. Manche werden entweder das aktive oder das passive Stadium unausgenützt vorübergehen lassen und die überhaupt nicht zur Begattung kommenden werden aus dem Stande der Junggesellen allmählich in jenen der Jungfrauen übergehen“.

Den Prozeß der Begattung selbst hat GARDINER (36) beschrieben. Dieser Autor gibt an, daß bei *Polychoerus caudatus* das als männliches Individuum funktionierende dem anderen Hermaphroditen auf den Rücken kriecht und es mit dem Mundstücke der Bursa seminalis verwundet und auf diese verletzte Integumentstelle das Sperma ergießt. Die Spermatozoen sollen durch das Parenchym des Gewebes zu den Eiern wandern. Diese Angabe hält v. GRAFF für unwahrscheinlich und vermutet, auf Grund seiner genauen Studien der Struktur

der Geschlechsorgane, daß die Begattung sich durch Uebertragung des Spermas vermittelst des Penis des einen Individuums in die Bursa seminalis des anderen vollzieht.

Bei den Rhabdocöliden der Strudelwürmer findet sowohl die gegenseitige als auch die Selbstbegattung statt. Die erstere wurde bei mehreren Familien der Rhabdocöliden von verschiedenen Autoren untersucht. Wie Fuhrmann (35) und Brinkmann (13) gezeigt haben, nehmen die kopulierenden Tiere entweder eine in einem schiefen Winkel gekreuzte (Fig. 121 A) oder wenn die Begattung unter der Wasseroberfläche stattfindet, eine nicht gekreuzte Begattungsstellung (Fig. 121 B) ein. Bei der letzteren haften die Vorderhälften des Körpers mit der Bauchfläche an der Wasseroberfläche, während die Hinterkörper einander anliegend senkrecht ins Wasser hängen. v. Graff gibt weiter an, daß eine Einführung des Penis des einen in die Bursa copulatrix des anderen Individuums nicht stattfindet, sondern bloß eine gegenseitige Anpressung der durch Vorstülpung der Atriumwand hervortretenden Mündungen dieser Organe.



Fig. 121. Begattungsstellungen von *Bothromesostoma perionatum*. (Nach Brinkmann aus v. Graff, 42.)

Weitere Literaturangaben betreffen die gegenseitige Begattung bei der Familie der Dalyelliiden.

Von Brinkmann (13) wurden die Prozesse der gegenseitigen Begattung von *Opistomum schultzeanum* genau beobachtet. Der Prozeß soll sich in der Dämmerung oder im Dunkel vollziehen. Die beiden Partner, welche vorher unter der Wasseroberfläche einige Zeit lang umherschwimmen, legen sich bei der Copula mit abgewendeten Kopfenden bauchseits aneinander (Fig. 122), die Atriumwand wird vorgestülpt, so daß die Mündungen der beiden Genitalkanäle freigelegt werden und die gegenseitige Einführung des vorgestülpten Ductus ejaculatorius bis nahe an die Bursa (Fig. 122 *rs*) stattfinden kann. Während der Copula, die etwa eine halbe Stunde dauert, sind die Tiere entsprechend ihrer Stellung zueinander in Rotationsbewegung.

Nach den Angaben von v. Graff werden bei dem Begattungsakt nicht bloß die Spermatozoen, sondern mit diesen auch Sekrete der akzessorischen Drüsen des männlichen Geschlechtsapparates in die weiblichen Genitalgänge injiziert. Diesen Substanzen soll die Bedeutung eines Nährmaterials für die Spermatozoen zukommen.

Bei den Rhabdocöliden wurde auch Selbstbefruchtung konstatiert. Als Regel wird sie für die Subitaneier betrachtet, nach Sekera (101) findet die Selbstbegattung auch bei den keine Subitaneier bildenden Arten der Rhabdocöliden statt. Sekera gibt an, daß der Mechanismus der Selbstbegattung in der Umbiegung des

Schwanzteiles besteht, wobei das Kopulationsorgan in die weibliche Geschlechtsöffnung hineinreicht.

Aus den paarigen Ovarien steigen dann die reifen Keimzellen in den geräumigen Geschlechtsraum teils einzeln, teils zu zweien bis vieren hinein und werden da befruchtet. Die befruchteten Eier werden mit einer farblosen Eihülle, welche durch das Epithel der inneren Wandung des Uterus und aus dem Sekrete akzessorischer Drüsen ausgeschieden ist, umgeben. Manchmal werden 2—4 Eier zusammen durch die Geschlechtsöffnung ausgepreßt. Dieser Vorgang wiederholt sich so lange bis die Ovarien verbraucht sind.

Bei der Stenostomiden-Familie wie *Stenostoma leucops*, *unicolor*, *agile*, *fasciatum*, *Catenula*, kommt Selbstbefruchtung ohne Selbstbegattung vor: die Hodenfolikel platzen, und reife Spermatozoen schwärmen in der Leibeshöhle herum, bis sie in die eine oder andere Keimzelle der einfachen Ovarien hineindringen und zur Ausbildung eines Eichens mit dicker Eischale beitragen.

Diese Selbstbegattungs- und Selbstbefruchtungsprozesse können gewissermaßen als Anpassungserscheinungen an gewisse biologische Verhältnisse betrachtet werden, und zwar besonders, wenn etwa die Gefahr einer plötzlichen Austrocknung droht.

Der gewöhnliche Begattungsprozeß wurde von Sekera bei der Familie der Probosciden, bei denen auch Selbstbefruchtung vorkommen soll, namentlich bei *Gyrator hermaphroditus* beobachtet. Bei dieser Art bemerkt man zwei weibliche Geschlechtsöffnungen, deren eine sich an der Bauchseite des Tieres befindet, und von der man früher annahm, daß sie zur Eiablage dient. Sekera (101) welcher den ganzen Begattungsakt hier beobachtete, sah, „daß das ältere Individuum mit einem Eichen eben in die oben erwähnte Oeffnung eines auf der Dorsalseite liegenden jüngeren Tieres sein Stilett hineinführte, indem es eine senkrechte Stellung dabei eingenommen hat“.

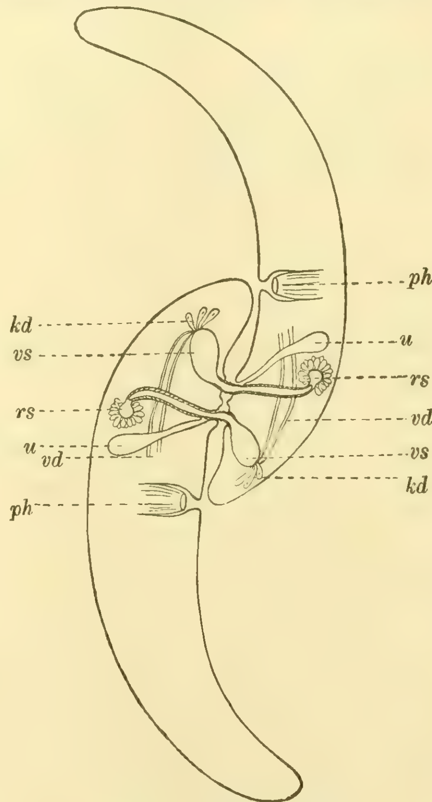


Fig. 122. Medianschnitt durch zwei in gegenseitiger Begattung begriffene Individuen von *Opistomum schultzeanum*. *kd* Körnerdrüsen, *ph* Pharynx, *rs* Bursa seminalis, *u* Uterus, *vd* Vasa deferentia, *vs* Samenblase. (Nach Brinkmann aus v. Graff, 42).

Bei der Unterordnung der Dendrocölen wurde bereits von A. Lang (63) bei den Polycladen ein merkwürdiger Begattungsvorgang beschrieben. Nach den Beobachtungen dieses Forschers gleitet ein Individuum über ein anderes und verletzt ihm das Inte-

gument mit dem hervorgestoßenen Penis. In die so beigebrachte Wunde werden von dem aktiven Individuum weiße Klumpen von Sperma hineingebracht. Die Spermatozoen wandern dann durch das Parenchymgewebe bis zu den an mehreren Stellen des Körpers verzweigten Eileitergängen, dringen in dieselben ein und befruchten die Eier. Die von LANG (63) durchgeführte mikroskopische Untersuchung ergab, daß die Spermatozoen sich tatsächlich in verschiedenen Organen und Geweben finden lassen, wie z. B. in Darmästen, Parenchym etc.

Bei den Tricladen wurden die Begattungsvorgänge von WILHELMI (120), der sie bei mehreren Arten dieser Klasse beobachten konnte, in seiner Monographie beschrieben. Die Tiere steigen dabei auf den Rücken anderer Individuen und suchen von hier aus deren Bauchseite zu erreichen. Nachdem sich die Tiere Bauch an Bauch aneinander gelegt haben, pressen sie ihre Körper so stark aneinander, daß sie ganz flach werden und sich stark verbreitern (Fig. 123).

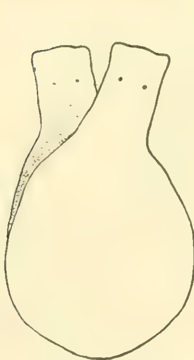


Fig. 123.

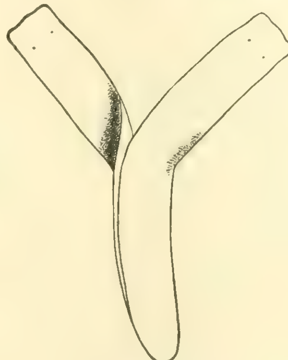


Fig. 124.



Fig. 125.



Fig. 126.

Fig. 123. Kopulation (wechselseitige Begattung) bei *Planaria lobata*. Vergr. 10-fach. Nach WILHELMI (120).

Fig. 124. Das Auseinandergehen der Tiere (*Planaria lobata*) nach der Begattung. Vergr. 10-fach. Nach WILHELMI (120).

Fig. 125. In Kopulation (wechselseitiger Begattung) begriffene Individuen von *Planaria Dohrni*. Vergr. 10-fach. Nach WILHELMI (120).

Fig. 126. In Kopulation (wechselseitiger Begattung) befindliche Individuen von *Planaria Dohrni*. Vergr. 10-fach. Nach WILHELMI (120).

Nach einer eine halbe Minute dauernden Begattung wenden die Tiere ihre Vorderenden um; da dabei gleichzeitig die Aneinanderpressung nachläßt, nehmen die Tiere wieder ihre eigentümliche längliche Gestalt und lösen sich voneinander (Fig. 124). Bei der Lösung der Hinterenden konnte WILHELMI zuweilen noch das Zurücktreten der Penes beobachten. Die gleichfalls der Arbeit von WILHELMI entnommenen Abbildungen (Fig. 125 u. 126) stellen die Begattungsstellungen einer

anderen Tricladenart, nämlich der *Planaria Dohrni* dar. Der genannte Autor führt in seiner Arbeit Argumente an, welche für die Möglichkeit desjenigen Begattungstypus mancher Tricladen (Cercyriden) sprechen, welcher bei Polycladen von LANG (vgl. oben) beschrieben wurde. Auch die Selbstbegattung soll aller Wahrscheinlichkeit nach (besonders bei Procerodiden) vorkommen. Bisher wurde jedoch weder der Begattungstypus mit Integumentverletzung noch Selbstbegattung beobachtet.

Die zu der Ordnung der Trematoden gehörenden Tiere sind mit seltenen Ausnahmen Zwitter. Die Zeit der Fortpflanzung ist bei endoparasitischen Saugwürmern (Trematodes) von den klimatischen Verhältnissen unabhängig, und zu jeder Jahreszeit findet man — wie BRAUN (12) angiebt — geschlechtsreife Tiere und im Uterus derselben die Embryonen in verschiedenen Entwicklungsstadien, besonders in früheren, da die späteren oft in anderen Wirten ablaufen.

Die Begattung bei den Trematoden vollzieht sich als gegenseitige oder als Selbstbegattung. BRAUN gibt eine historische Zusammenstellung der Literatur über diesen Gegenstand. Indem ich auf sein Werk (insbesondere p. 744—756) verweise, bringe ich hier nur einige der wichtigsten Punkte. v. LINSTOW (71) hat die gegenseitige Begattung bei *Distomum cylindraceum* beobachtet, welches in der Lunge unserer Frösche lebt. Die sich begattenden Exemplare haften mit der Bauchfläche aneinander, indem sie sich mit den Bauchsaugnäpfen verbinden. An Schnittpräparaten durchgeführte Untersuchungen ergaben, daß der Cirrus des einen Exemplars in die Vagina, d. h. das Ende des Eileiters oder Uterus des anderen tief eingedrungen war und umgekehrt, oder mit anderen Worten, daß die Exemplare in wechselseitiger Begattung waren. Vor einigen Jahren hat O. v. LINSTOW (72) eine neue Arbeit über die Copula bei den Trematoden veröffentlicht. Seine Beobachtungen wurden an *Synaptobothrium* durchgeführt. Bei der Begattung sollen sich nach der Mitteilung v. LINSTOWS die Tiere mit den Bauchflächen aneinander legen, die Köpfe nach derselben Richtung gewendet. Zwischen den beiden Bauchnäpfen erstarrt das Sekret der Kopfdrüsen zu einer hantelförmigen Masse, durch welche sie während der Copula im Zusammenhang gehalten werden.

Der Begattungsprozeß bei Polystomen wurde in einer älteren Arbeit von E. ZELLER (125) genau beschrieben. Am besten läßt es sich an dem in der Harnblase des Frosches lebenden *Polystomum integerrimum* beobachten, wenn man den Frosch in warmer Stube 16—18 Stunden hält und sodann die Tiere aus der Harnblase in ein Uhrgläschen überführt. Nach ZELLER kann man, wenn es sich günstig trifft, beobachten, wie innerhalb einer Stunde vielleicht 20mal die Begattung zwischen zwei Tieren stattfindet. „Die beiden Polystomen, welche dabei mit den Saugnäpfen und den Haken und Häkchen ihrer Haftscheibe fest angeheftet sitzen bleiben, bewegen sich mit ihren freien Körpern lebhaft hin und her und betasten sich vielfach mit den Kopfenden. Plötzlich saugt sich dann eines der Tiere an die Rückenfläche des anderen mittels seines Mundnapfes an, und zwar indem es diesen zwischen den beiden „Seitenwülsten“ aufsetzt, drückt seine äußere Geschlechtsöffnung gegen den einen der Seitenwülste und häkelt sich hier mittels des Krönchens seines Cirrus fest, wobei es dasselbe in eine der zahlreichen Mündungen des

Seitenwulstes einführt. Das auf solche Weise gefaßte Tier wendet sich nun auch gegen seinen Genossen, saugt sich ganz in der gleichen Art an dessen Rückenfläche an, setzt seine äußere Geschlechtsöffnung resp. seinen Cirrus auf den entsprechenden Seitenwulst desselben auf und häkelt sich fest. In solcher gegenseitigen Vereinigung (Fig. 128) verharren die Tiere gewöhnlich $^1/_4$—$^1/_2$ Minute und führen dabei beständig kurz rüttelnde Bewegungen aus. Dann lassen sie sich los, erst mit dem Mundnapf, danach mit dem Cirrus, um nach kurzer Zeit das Spiel von neuem zu beginnen.“ Sehr interessant gestalten sich auch die Verhältnisse bei *Bilharzia haematobia*, einem menschlichen Parasiten aus der Distomeengruppe: *Bilharzia* ist gonochoristisch. Der Körper des Männchens ist mit seinen Seitenrändern eingerollt, und dadurch ist an seiner ventralen

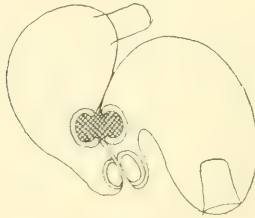


Fig. 127.

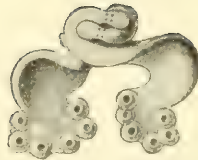


Fig. 128.



Fig. 129.

Fig. 127. Zwei Exemplare von *Synaptobothrium copulans* in Begattung. Bei dem einen Tier ist der Schwanzanhang ausgestreckt, bei dem anderen zurückgezogen. Nach v. Linstow (72).

Fig. 128. Wechselseitige Begattung von *Polystomum integerrimum*. Nach Zeller aus R. Hertwig (46).

Fig. 129. Die Vereinigung von Weibchen und Männchen von *Bilharzia haematobia*. *c* Männchen, *s*, *s'*, *s''* Saugnäpfe. Aus R. Hertwig (46).

Seite ein unvollkommen geschlossener Kanal, Canalis gynaecophorus, ausgebildet, in welchem meist das schlankere Weibchen verschieden gelagert untergebracht wird (Fig. 129). Leuckart (69) hat auch die gegenseitigen Lageverhältnisse bei *Bilharzia crassa* bei der Kopulation untersucht; er hat dabei gesehen daß das Weibchen im Canalis gynaecophorus oft derart untergebracht ist, daß der größere Teil der hinteren Körperhälfte in Form einer ansehnlichen Schlinge freiliegt (Fig. 130) und nur etwa das letzte Fünftel des Wurmes wieder versteckt ist. In dieser letzten Strecke vollzieht sich aller Wahrscheinlichkeit nach auch die Besamung: die Samenelemente ge-

langen wahrscheinlich durch einen unterhalb des Uterus einmündenden Leitungskanal, eine „Begattungsscheide“, in den Eileiter.

. Nach LEUCKART (69) ist die Vereinigung der Tiere nicht bloß zeitweilig etwa bloß zum Zwecke der Begattung, sondern sie währt eine lange Zeit, vielleicht den größten Teil des ganzen Lebens hindurch.

Die Selbstbegattung bei *Distomum cirrigerum* und *Distomum isostomum* wurde von ZADDACH (124) beobachtet. Sie verläuft derart, daß der Penis sich direkt in die Uterusmündung hineinschiebt, wobei der Samenerguß erfolgt. ZADDACH konnte den Strom des Spermas tief in den Eileiter verfolgen.

Die Bandwürmer (Cestodes) sind alle mit einer einzigen Ausnahme hermaphroditisch (getrennt ist nur das Geschlecht bei *Dioco-cestus*). Bekanntlich ist in jeder Proglottis der zwitterige Genital-

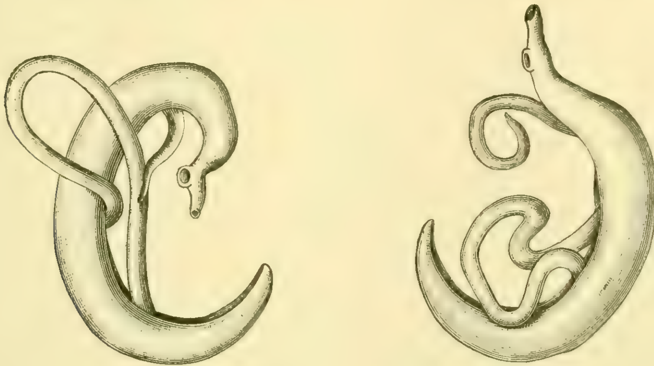


Fig. 130. Zwei Pärchen von *Bilharzia crassa* mit verschieden gelagertem Weibchen. Nach LEUCKART (69).

apparat enthalten. Nach BRAUN (11) sind folgende Geschlechtsverhältnisse theoretisch möglich: 1) Selbstbefruchtung (Autofecondatio), indem keine Immissio penis eintritt, und trotzdem die Eier von demselben Individuum befruchtet werden; 2) Selbstbegattung (Autocopulatio), indem der Cirrus in die weiblichen Geschlechtswege eingeschoben wird; 3) wechsel- und einseitige Begattung zwischen Proglottiden derselben Kette oder verschiedener Ketten; 4) bei denjenigen Arten, die sich durch doppelte Genitalpori in jeder Proglottis auszeichnen, wäre auch eine ein- und wechselseitige Begattung in derselben Proglottis zu erwarten.

Der erste Fortpflanzungstypus, die sogenannte Selbstbefruchtung wurde eigentlich bisher nie beobachtet. Es steht jedoch fest, daß bei manchen Bandwürmern (*Taenia sphacnocephala*, *Taenia ursina*) überhaupt kein Cirrus vorhanden ist. Daraus ist zu schließen, daß die Entwicklungsanregung sich durch Selbstbefruchtung vollziehen muß.

Einen genau durchstudierten Fall der Selbstbegattung beschreibt TH. PINTNER (88). Seine Beobachtungen wurden an *Anthobothrium mustelli* gemacht. Er fand bei einer Proglottis die Ausmündung der Geschlechtskloake nach außen fest verschlossen, und zwar durch Aufeinanderpressen ihrer Ränder. Es zeigte sich ferner, daß der Penis durch einfaches Umbiegen der Penistasche nach oben sehr tief in die Vagina eingesenkt war. Nach dieser Beobachtung unterliegt der Prozeß der Selbstbegattung gar keinem Zweifel.

Die Selbstbegattung (Autocopulatio) wurde später von mehreren Autoren bei verschiedenen Arten gesehen und v. Linstow beobachtete sie bei *Taenia depressa*. Die Copula verläuft hier in der Weise, daß der Genitalporus durch das ihn umgebende Gewebe verschlossen, gleichzeitig der Cirrus durch die Wirkung entsprechender Muskelgruppen vorgestreckt und dabei in den Sinus genitalis hineingeschoben wird. Infolge des Abschließens des Genitalsinus wird die Penisspitze in die Vagina hineingedrängt.

Von Pintner (88) ist auch die Wechselbegattung der Bandwürmer in einwandfreier Weise zum ersten Male nachgewiesen worden. Diese Beobachtung bezieht sich ebenfalls auf *Anthobothrium mustelli*. Beim Aufschneiden der Spiralklappe eines *Mustellus laevis* bemerkte Pintner zwei freie Proglottiden eines *Anthobothrium*, welche das Bild eines in Copula befindlichen Pärchens darstellten. Ich reproduziere in Fig. 131 die von Pintner gegebene Abbildung dieses Prozesses. Die Proglottiden mußten sich autochthon aus dem Verbande gesondert haben, da sie wohlgerundet sind und keine Spur einer Trennungswunde zeigen. Die beiden Glieder waren derart gelagert, daß sie, die Vorderenden nach derselben Richtung gewendet, sich die Seitenränder mit den Genitalpapillen zuwandten, und zwar in der Weise, daß die Bauchfläche des einen (*B*) nach derselben Richtung sah, wie die Rückenfläche des anderen (*A*). Besondere Beachtung verdient aber das Verhalten der Kopulationsorgane: der Penis eines jeden Gliedes steckt in der Vagina des anderen. Aus Fig. 131 ist ersichtlich, daß der Cirrusbeutel des Gliedes *A* um die Mündungen der Leitungswege einen auffälligen Wulst (*w*) zeigt, und sein Penis (*p*) in die Vagina (*vag*) des Gliedes *B* eingeführt ist, und umgekehrt. Somit unterliegt es keinem Zweifel, daß bei den Bandwürmern typische Wechselkreuzung vorkommt, wie wir sie noch bei Schnecken kennen lernen werden. Ich habe oben erwähnt, daß man außer der Wechselbegattung auch den Typus der einseitigen Be-

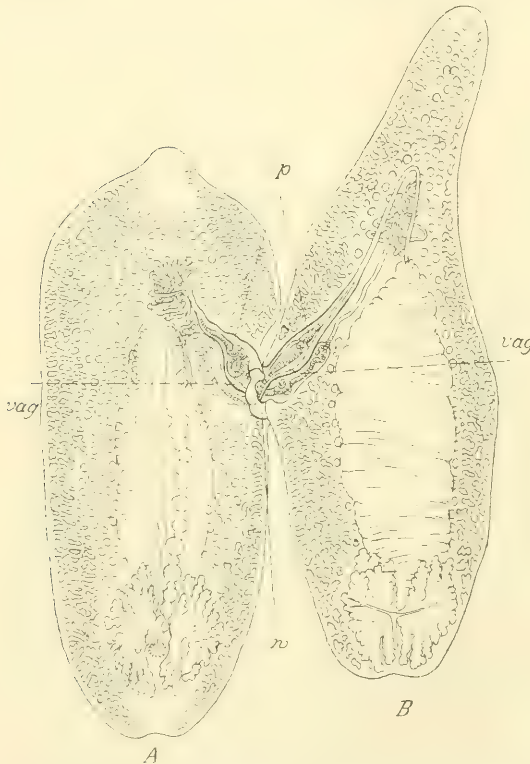


Fig. 131. Wechselseitige Begattung bei *Anthobothrium*. *a* Proglottis des einen, *b* des anderen Partners, *p* Penis, *vag* Vagina, *w* Wulst in der Umgebung der Genitalöffnung. Nach Pintner (88).

gattung theoretisch vorausgesehen hat. Die neueren Literaturangaben erweisen, daß solche Begattungstypen wirklich in der Natur vorkommen. Von W. Clerc (21) wurden neuerdings die Geschlechtsverhältnisse bei dem Bandwurm *Schistotaenia macrorhyncha* beschrieben, welche als Beispiel der einseitigen Begattung dienen können. Der Wurm lebt in dem Schwimmvogel *Podiceps nigricollis* und ist dadurch charakterisiert, daß die männlichen und die weiblichen Genitalorgane nicht gleichzeitig den Reifezustand erreichen. Die Kopulation vollzieht sich zwischen den älteren hinteren Proglottiden und den jüngeren vorderen. Die ersteren spielen die Rolle weiblicher, die letzteren männlicher Individuen. In den Proglottiden dieses Bandwurmes existiert, nach den Angaben von Clerc (21), kein Kanal, welcher als Vagina funktionieren könnte. Der Penis dringt also in das Körperparenchym ein und erreicht das Receptaculum. Clerc (21) hat die Kopulation bei zahlreichen Proglottiden festgestellt. Im Innern des Receptaculum hat er in der Mehrzahl der Fälle nicht nur den Cirrus, sondern auch den Cirrusbeutel mit einem Stück des Vas deferens gefunden. Das Eindringen des Cirrus kann entweder von der dorsalen oder von der ventralen Körperseite erfolgen, häufiger ist der letzterwähnte Fall. An den von Clerc angefertigten Präparaten konnte man den Cirrus in den Proglottiden sehen, als ob er wie aus dem aktiv kopulierenden Glied ausgerissen wäre. Zwar schließt Clerc die Möglichkeit nicht aus, daß man es mit einer künstlichen, beim Präparieren entstandenen Verletzung zu tun habe, doch hält er es für sehr möglich, daß es sich hier um einen natürlichen Vorgang handelt. Dafür spricht auch die Tatsache, daß der Cirrusbeutel mit der Vesicula seminalis nur in sehr losem Zusammenhang steht, so daß ein Ausreißen derselben recht wahrscheinlich erscheint.

Ich habe oben erwähnt, daß aus der ganzen Unterordnung der Bandwürmer nur der *Diococestus*, welcher von Fuhrmann beschrieben wurde, geschlechtlich getrennt ist. Es leuchtet ein, daß bei dieser Art nur eine einseitige Begattung stattfinden muß.

Die Schnurwürmer (Nemertini) pflanzen sich entweder durch äußere oder durch innere Befruchtung fort. Bei vielen Schnurwürmern werden also die unbefruchteten Geschlechtselemente nach außen entleert, und die Befruchtung findet demnach außerhalb des Organismus statt. Bei einer Anzahl von Arten konnte auch die künstliche Befruchtung mit Erfolg vorgenommen werden. Nach O. Bürgers (15) Angaben erfolgt die Befruchtung innerhalb des mütterlichen Körpers z. B. bei *Cephalothrix galatheae*, *Geonemertes australiensis, Tetrastemma lacustre* und sie muß für alle lebendig gebärenden Schnurwürmer angenommen werden.

Die Besamung scheint sich bei vielen Nemertinen ohne eigentliche Begattung zu vollziehen. Nach G. du Plessis[1]) werden z. B. bei *Tetrastemma lacustre* die männlichen Sexualprodukte nach außen ausgespritzt und dringen durch die weibliche Geschlechtsmündung in den Genitaltraktus ein, um innerhalb des weiblichen Organismus die Eier zu besamen. Daraus ersieht man, daß auf diese Weise mehrere Weibchen von einem männlichen Individuum befruchtet werden können.

Ob diese Befruchtungsart für alle Schnurwürmer gilt, ist wenigstens

1) Zitiert nach O. Bürger (15).

zweifelhaft. Obschon der Begattungsakt direkt nicht nachgewiesen ist, scheint eine Begattung doch bei manchen Nemertinenarten vorzukommen. Es wurde z. B. bei *Geonemertes australiensis* das geschlechtsreife Männchen auf dem Rücken des geschlechtsreifen Weibchens sitzend angetroffen.

β) **Rädertierchen (Rotatoria).** Bekanntlich waren bei den Rädertierchen längere Zeit nur Weibchen bekannt, heute sind jedoch bei der Mehrzahl der Arten auch Männchen gefunden worden, obschon sie bedeutend seltener als Weibchen vorkommen. Die Rotatorien zeichnet ein ausgesprochener Sexualdimorphismus aus. In der Regel sind die männlichen Individuen bedeutend kleiner als die Weibchen.

Die Fortpflanzung geschieht durch zwei Eierkategorien: Wintereier, deren Entwicklung erst nach der Befruchtung beginnt, und Sommereier, welche zur Parthenogenese befähigt sind. Die sich sehr schnell entwickelnden und sehr zahlreichen Sommereier dienen zur intensiven Verbreitung der Art.

Uns wird hier vor allem der Kopulationsprozeß interessieren.

Die meines Wissens älteste Beobachtung in dieser Hinsicht stammt von Brightwell, welcher bei *Notommata anglica* den Begattungsakt mehrmals beobachtet hat. Nach seiner Beschreibung heftet sich das Männchen mit dem Penis an die Seite des Weibchens, während der übrige Teil seines Körpers frei ist; so bleiben die Tiere 20—30 Sekunden aneinander gedrückt; ein Männchen befruchtete innerhalb 15 Minuten 5 Weibchen hintereinander.

F. Cohn (22) verfolgte den Begattungsakt bei *Hydatina senta*. Werden Männchen mit Weibchen zusammengebracht, so drängen sich die ersteren an weibliche Würmer heran, umschwärmen sie, werden jedoch oft von den Weibchen verscheucht. Trotzdem konnte F. Cohn mehrmals beobachten, wie ein Männchen sich mit dem Fuße an ein Weibchen anheftete und so mit ihm verbunden unter beständigem Rotieren und Umherdrehen eine Zeitlang im Wasser schwamm. F. Cohn konnte jedoch dabei nicht den Mechanismus der Spermainjektion feststellen. Er hält es aber für „unumgänglich", daß der Penis des Männchens unmittelbar in eine Oeffnung des Weibchens eingeführt wird. Er glaubt, daß die Immissio penis bei *Hydatina* entweder in die Kloake oder in eine andere Körperöffnung erfolgt. Er hat die Anwesenheit „umhertummelnder" Spermatozoiden in der Bauchhöhle positiv nachgewiesen. Es ist nach F. Cohn auffallend, daß die Spermatozoen der Rädertierchen im Wasser sofort absterben, während sie sich in der die weibliche Bauchhöhle erfüllenden Flüssigkeit ausgezeichnet bewegen. Wie die Samenfäden in die Leibeshöhle der Rädertierchen gelangen, wurde, wie erwähnt, von F. Cohn nicht positiv nachgewiesen, es schien ihm jedoch, „als ob das Männchen bei der Begattung den Penis nicht in der Nähe des Fußes, sondern höher am Halse einsenkte . . ."

Fig. 131a zeigt den Begattungsakt bei *Diglena catelina*, bei welchem der Penis in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt wird. Das ist aber nicht der einzige Begattungstypus bei Rotatorien. Plate (89) hat festgestellt, daß bei *Hydatina senta* der Penis des Männchens bei der Begattung die Körperwandung des Weibchens an irgendeiner beliebigen Stelle durchbohrt, und daß die Samenfäden in die Leibeshöhle gelangen. Ueber die weiteren Schick-

sale der Spermatozoen ist nichts Näheres bekannt. Die weiteren Angaben über den Begattungsvorgang bei Rotatorien verdanken wir Cl. Hamburger (43), welche das Männchen von *Lacinularia socialis* genau untersuchte. Die Forscherin kommt auf Grund ihrer Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß bei *Lacinularia* eigentlich von einem Begattungsorgan nicht gesprochen werden kann. Irrtümlich hielt man das Vas deferens dafür. Die Geschlechtsöffnung liegt beim Männchen dorsal am Körper. Dieser Körperteil, an welchem die Geschlechtsöffnung liegt, fungiert als Penis. Bei der Begattung saugt sich das Männchen mit seinem Saugnapf am Körper des Weibchens fest, und hierbei wird die männliche Geschlechtsöffnung an irgendeiner beliebigen Stelle des Weibchens angedrückt; gleichzeitig sollen durch Kontraktion entsprechender Muskeln die Spermatozoen aus dem Hoden in das Vas deferens ausgetrieben werden. Durch Kontraktion weiterer Muskeln und der Wand des Vas deferens, welche noch durch die austreibende Tätigkeit der Cilien im Samenleiter unterstützt wird, gelangen die Spermatozoen in den äußeren Geschlechtsgang, aus welchem die Spermatozoen mit großer Gewalt in den weiblichen Körper hineingespritzt werden. Hamburger vermutet, daß zum Durchbohren des weiblichen Körpers die lanzettförmigen, an beiden Enden zugespitzten Gebilde dienen, welche im hinteren Ende des Hodens liegen und zuerst aus demselben heraustreten. Von Hamburger wurde noch die interessante Beobachtung gemacht, daß die Männchen auch mit jugendlichen, geschlechtlich unentwickelten Weibchen kopulieren müssen, da sich in der Leibeshöhle solcher Individuen bereits Spermatozoen finden. Aus diesen Literaturangaben ist jedoch ersichtlich, daß wir hinsichtlich der Geschlechtsverhältnisse bei den Rotatorien noch lange nicht im klaren sind. Sowohl der Begattungsvorgang selbst als auch die Schicksale der in die Leibeshöhle eingespritzten Spermatozoen müssen noch untersucht werden.

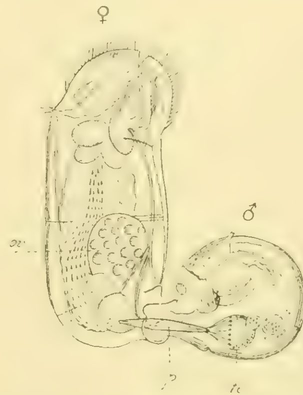


Fig. 131a. *Diglena catelina* in Kopulation begriffen. *ov* Ovarium, *p* Penis, *te* Testis. Nach Weber aus Shipley (102).

γ) **Rundwürmer (Nemathelminthes).** Die Fortpflanzungsverhältnisse der zu den Rundwürmern gehörenden Ordnung der Nematoden bieten vom biologischen Standpunkte sehr interessante Erscheinungen dar. Da viele Fadenwürmer zu den Parasiten gehören, wurden die Fortpflanzungsverhältnisse bei diesen Tieren viel auch von Parasitologen untersucht. Eine Zusammenstellung eines Teiles der bisherigen Untersuchungen über die Reproduktionsformen bei Nematoden verdanken wir E. Maupas (75). Es ist jedoch zu beachten, daß diese sonst wertvolle, sehr viele ausgezeichnete, neue Beobachtungen enthaltende Arbeit doch nicht das ganze diesbezügliche Gebiet berücksichtigt.

Die Nematoden pflanzen sich ausschließlich geschlechtlich fort. Eine vegetative Vermehrung findet hier nicht statt.

1) Ein großer Teil der Nematoden hat getrennte Geschlechter.

Die Anzahl der Männchen ist verhältnismäßig geringer als die der Weibchen, so daß ein Männchen mehrere Weibchen befruchtet. Die Nematoden zeichnen sich durch den Besitz der als Spicula bezeichneten männlichen Genitalarmatur aus, welche zur Ausführung des Kopulationsaktes bestimmt ist (Näheres über die Kopulationsorgane der Fadenwürmer berichtet die zusammenfassende Arbeit von M. Rauter, 95). Die Spicula treten bei diesen Tieren bald paarig, bald unpaarig auf. Nach M. Rauter (95) muß die Unpaarigkeit der Spicula als neotenischer Charakter betrachtet werden. Bei manchen Fadenwürmern werden die Spicula beim Begattungsakt in die Vagina eingeführt; so gibt z. B. neuerlich zur Strassen (127) an, daß bei *Ichthyonema* das Männchen rinnenförmige Spicula besitzt, welche zusammen ein röhrenförmiges Gebilde darstellen, das während der Begattung wie ein Penis in die Vagina eingesenkt und durch welches das Sperma übergeführt wird. Es ist ihm ein Weibchen von *Ichthyonema globiceps* „in die Hand gefallen, in dessen enger Scheide die abgebrochenen Enden der Spicula verräterisch stecken geblieben waren". Nach zur Strassen erfolgt bei manchen Formen der Nematoden die Begattung mit Hilfe einer am Ende des zweiten Körperdrittels gelegenen Vagina, die später obliteriert.

Wir treffen weiter in der Nematodengruppe Arten (*Trichinae*), bei denen sich die Männchen zwar durch den Besitz von Spicula auszeichnen, diese aber bei der Ueberführung des Samens nicht gebrauchen. Zu dieser Funktion dient hier die sogenannte „Bursa copulatrix", welche nach Rauter (95) am passendsten als Cirrus zu bezeichnen wäre. Wir haben es hier eigentlich mit einer Art vorstülpbarer Kloake zu tun.

Von Linstow (71) und Leuckart (69) ist weiter die Idee ausgesprochen worden, daß bei denjenigen Nematodenformen, deren Männchen stark entwickelte Spicula haben, die Begattung auch derart verlaufen kann, daß das Männchen seine Spicula in den Körper des Weibchens an irgendeiner Stelle einbohrt, dabei den stark ausgedehnten Uterus trifft und in diesen den Samen einführen kann. Direkte Beweise für diese Hypothese sind bisher nicht erbracht worden.

2) Die übrigen Nematoden sind heterogonisch. Unter diesem Namen versteht man diejenige Entwicklungsweise, bei welcher innerhalb derselben Art in den aufeinander folgenden Generationen zwei in sexueller Hinsicht verschiedene Typen auftreten. Ein Beispiel von Heterogonie stellte *Rhabdonema nigrovenosum* dar. Aus den Eiern dieses Wurmes schlüpfen Larven einer Generation aus, deren Individuen geschlechtlich getrennt sind. Die verschiedenen Geschlechter kopulieren miteinander, und bald nach dem Begattungsakte sterben die Männchen ab. Aus den sich nach dieser Befruchtung entwickelnden Eiern bilden sich zwitterige Rhabdonemen aus. Wir sehen daraus, daß hier zwei geschlechtlich verschieden gestaltete Generationen aufeinander folgen.

3) Einen weiteren Fortpflanzungstypus repräsentieren diejenigen Nematodenarten, bei denen die Zeugung ohne Anteil besonderer Männchenindividuen stattfindet. Dies kann auf verschiedene Weise geschehen. Maupas (75) hat z. B. bei *Rhabditis dolichura* festgestellt, daß diese Art hauptsächlich aus hermaphroditischen Individuen besteht. Es kommen jedoch daneben auch rein männliche Individuen vor; nach der Angabe von Maupas sind sie jedoch recht selten,

etwa 7 ♂: 10000 ♀. Sie nehmen auch an der Reproduktion eigentlich keinen Anteil. Der Geschlechtstrieb scheint bei ihnen vollkommen verkümmert zu sein. MAUPAS brachte sie mit hermaphroditischen Individuen zusammen, ohne jedoch irgendwelche Tendenz zur Kopulation zu sehen. Die Fortpflanzung verläuft autogamisch. Die sich an der Reproduktion beteiligenden Tiere sind Hermaphroditen, und zwar protandrische Zwitter: die Spermatozoen reifen demnach bedeutend früher als die Eier. Die Samenfäden gelangen in den Uterus, welcher hier auch als Receptaculum seminis funktioniert, und werden hier bis zum Reifwerden der Eier aufbewahrt. Die Eier gelangen aus dem Ovidukt ebenfalls in den Uterus, wo die Befruchtung stattfindet. Es ist interessant, daß die Anzahl der Spermatozoen kleiner ist als die der produzierten Eier; infolgedessen werden nach Erschöpfen des Spermatozoenvorrates sterile Eier abgelegt.

Aus dieser Beschreibung des Fortpflanzungstypus geht ohne weiteres hervor, daß hier die Zeugung unter strengster Inzucht verläuft, da stets die Nachkommenschaft durch ein einziges Individuum erzeugt wird.

In dem Kapitel über Hermaphroditismus habe ich bereits darauf hingewiesen, daß man eben bei den Nematoden inkompletten Hermaphroditismus findet. Diese Erscheinung äußert sich darin, daß bei einer und derselben Art neben hermaphroditischen Individuen auch rein männliche vorkommen. Die Anzahl derselben ist jedoch im Verhältnis zu den weiblich-hermaphroditischen sehr gering, die geschlechtliche Funktion solcher Männchen ist auch stark reduziert, oft gleich Null. Wir haben diese Tatsache bei dem oben angeführten Beispiel der Nematodenfortpflanzung bei *Rhabditis dolichura* kennen gelernt. Diese Species ist jedoch nicht die einzige, bei welcher die Erscheinung des inkompletten Hermaphroditismus auftritt. MAUPAS (75) hat sie bei einer ganzen Reihe von Nematoden beobachtet. Es ist auffallend, daß das Verhältnis zwischen der Anzahl der hermaphroditischen Weibchen und der Männchen sich stets derart gestaltet, daß die männlichen Individuen sich in der Minderzahl befinden, obschon das Verhältnis bei verschiedenen Arten recht variabel ist. Nach MAUPAS (75, p. 588) findet man auf 1000 weibliche Hermaphroditen bei

Diplogaster	*robustus*	0,13	♂
Rhabditis	*Guignardi*	0,15	"
"	*dolichura*	0,7	"
"	*Caussaneli*	1,4	"
"	*elegans*	1,5	"
"	*coronata*	5	"
"	*Perrieri*	7	"
"	*Marionis*	7,6	"
"	*Duthiersi*	20	"
"	*Viguieri*	45	"

Aus dieser Zusammenstellung ersehen wir, daß es zahlreiche Uebergänge gibt zwischen den beiden Extremen, welche *Diplogaster robustus* und *Rh. Viguieri* bilden.

MAUPAS prüfte die sexuelle Funktionsfähigkeit der Männchen, indem er sie mit solchen weiblichen Hermaphroditen zusammenbrachte, welche nach Erschöpfen ihres Spermavorrates sterile Eier ablegten.

Zu diesen Versuchen wurden verschiedene Arten von Nematoden herangezogen. Die Kulturen wurden stets mehrere Tage geführt und die Anzahl der Befruchtungen bestimmt. Im ganzen wurden 313 hermaphroditische Weibchen mit 272 Männchen zusammengehalten. Nur in 20 Fällen gelang wirklich die Befruchtung.

Es ist weiter noch ein Charakteristikum dieser Hermaphroditismusform beachtenswert. Die weiblichen Hermaphroditen erzeugen bedeutend weniger Spermatozoen als Eier. Infolgedessen werden nach einiger Zeit nur sterile Eier erzeugt.

Alle diese Merkmale des Hermaphroditismus: a) das Vorkommen von Männchen neben Hermaphroditen, b) die Rückbildung der sexuellen Potenz der Männchen, c) die schwächere Fähigkeit der Hermaphroditen, männliche Geschlechtselemente zu erzeugen — sprechen nach Maupas dafür, daß sich hier der Hermaphroditismus sekundär entwickelt hat.

4) Den nächsten Typus der Fortpflanzung bei den Nematoden bildet die Parthenogenese. Den Uebergang zu dieser Erscheinung sehen wir in der Reproduktionsweise von *Diplogaster minor*. Bei diesem Wurm konnte Maupas (75, p. 522 ff.) feststellen, daß ein Teil der Eier in unbefruchtetem Zustande abgelegt wurde. Diese Eier begannen sich zwar zu entwickeln, die Entwicklung überschritt jedoch das Morulastadium nicht, und die Keime starben ab. Die übrigen Eier wurden autogam befruchtet und entwickelten sich normal weiter. Maupas betrachtet die bei *Diplogaster minor* festgestellte Fortpflanzungsform als einen Uebergang zwischen dem Hermaphroditismus und der Parthenogenese.

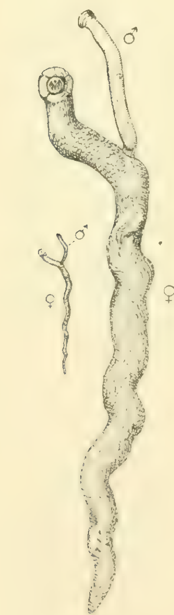


Fig. 132. Kopulation von *Syngamus trachealis*. Nach Warburton aus Shipley (102).

Den reinen parthenogenetischen Typus hat Maupas bei folgenden Nematodenarten festgestellt: *Rhabditis Schneideri, Cephalobus dubius, Cephalobus lentus, Plectus cirratus, Aphelenchus agricola, Alaimus Thaumugadi, Macrolaimus crucis.*

Bei allen diesen Arten verläuft nach Maupas stets nur die parthenogenetische Fortpflanzung. Trotz gründlicher Untersuchung konnte er bei diesen Formen nie Männchen nachweisen. Dabei weist jedoch Maupas selbst darauf hin, daß sich die Nematoden in Gefangenschaft nicht wohlfühlen, es ist also nicht ausgeschlossen, daß doch von Zeit zu Zeit Männchen auftreten, jedenfalls aber äußerst selten.

Interessant sind die Begattungsverhältnisse bei dem zu der Strongylidenfamilie gehörenden *Syngamus trachealis*, einem bei den Vögeln parasitierenden Wurm, welcher sich durch die Eigentümlichkeit auszeichnet, daß das Männchen beständig an dem Weibchen angeheftet ist. Fig. 132 stellt ein Männchen mit dem Weibchen zusammen dar. Links ist dieses Paar in natürlicher Größe, rechts in 4-facher Vergrößerung abgebildet. Das Männchen ist bedeutend kleiner als das Weibchen. Die Bursa genitalis ist so fest an die Oviduktöffnung angeheftet, daß beide Partner ohne Verletzung der Gewebe nicht getrennt werden können. Die Eier werden nicht durch den Geschlechtskanal abgelegt, sondern

gelangen durch Dehiszenz des mütterlichen Körpers nach außen, und zwar nach der im Inneren der Mutter vollzogenen Entwicklung.

δ) **Anneliden.** In der Annelidenklasse gestalten sich die Sexualverhältnisse nicht einheitlich, und deshalb müssen die einzelnen Unterklassen besonders besprochen werden. In der Unterklasse der Chätopoden ist bei der Polychätenordnung als gewöhnlichster Fortpflanzungsmodus derjenige zu nennen, bei welchem die Geschlechtselemente nach außen entleert werden und außerhalb des mütterlichen Körpers miteinander kopulieren. Sehr interessant ist bei manchen von diesen Tiergruppen der Mechanismus, wie die Geschlechtselemente nach außen gelangen. So hat z. B. neuerdings H. Eisig (27) in seiner Monographie von *Ichthyotomus sanguinarius* festgestellt, daß sowohl die Eier als die Spermatozoen dieser Tiere durch Reißen der Haut sowie durch Autotomie gewisser Körpersegmente nach außen gelangen.

J. Fraipont (34) beschreibt bei *Polygordius neapolitanus* die Entleerung der Eier durch Dehiszenz der Körperwand. Nachdem eine größere Anzahl von Eiern produziert worden ist, zerreißt die Körperwand an mehreren Stellen, und durch die entstandenen Oeffnungen gelangen die Eier nach außen. Es ist beachtenswert, daß die Eientleerung gleichzeitig die Lebensgrenze für das Weibchen bildet; die Tiere werden stets durch diesen Prozeß getötet. Eine Entleerung von Spermatozoen wurde bisher nie wahrgenommen. Fraipon (34) hält es für wahrscheinlich, daß sie ebenso wie bei den Weibchen zustande kommt, also durch Dehiszenz der Körperwand.

Nach U. Pierantoni (87) vollzieht sich die Emission der Geschlechtsprodukte bei *Protodrilus* durch Dehiszenz der Körpersegmente, in denen sie angesammelt sind. Keine Kopulationsorgane, keine Ausführungswege der Geschlechtsorgane sind bei diesen Tieren vorhanden.

Bei den Capitelliden[1]) wurden die Geschlechtsverhältnisse genau von Eisig in seiner grundlegenden Monographie studiert. Die morphologische von dem genannten Forscher durchgeführte Untersuchung ergab, daß sowohl bei den Weibchen als auch bei den Männchen dieser Tiergruppe sogenannte Genitalschläuche vorhanden sind, welche als samen- resp. eileitende Apparate fungieren. Der letzte Abschnitt dieser Schläuche hat die Bedeutung von Kopulationsorganen. Die Capitelliden sind getrenntgeschlechtlich, und es findet bei ihnen die innere Befruchtung statt. Bei dem Männchen fungiert das Endstück des Genitalschlauches als Penis, bei dem Weibchen als Vulva. Diese Partien der Genitalschläuche können vermittelst besonderer Muskulatur ausgestülpt werden.

Die Begattung wird in der Weise eingeleitet, daß sich die kopulierenden Tiere Rücken an Rücken legen, sich dabei durch das Sekret der drüsenreichen Hauthöcker (Parophore) aneinander heften. Jetzt wird durch die Genitalschläuche der Männchen das Sperma entleert, sammelt sich in dem Genitalschlauch des Weibchens, welcher

---

1) Ob die Capitelliden den Oligochäten oder Polychäten anzugliedern sind, darauf gehe ich nicht ein. Ich hebe nur hervor, daß nach Eisigs monographischer Darstellung die Capitelliden als eine Unterabteilung der Chätopoden aufgefaßt werden.

als Receptaculum seminis dient. Diese Funktion ist noch aus dem Grunde bei diesen Tieren von großer Wichtigkeit, da, wie H. Eisig (26) festgestellt hat, die Weibchen oft noch in ganz unreifem Zustande begattet werden. Eisig glaubt also, „daß (wenn diese vorzeitige Begattung überhaupt einen Sinn haben soll) die in die Genitalschläuche aufgenommenen Spermatophoren bis zur Reife, resp. bis zur Ablage der Eier darin aufbewahrt werden, daß mit anderen Worten die Genitalschläuche bis dahin lediglich als Receptacula seminis fungieren“.

Die Capitelliden haben nach Eisigs Angabe noch eine beachtenswerte Eigentümlichkeit, nämlich daß die reifen Männchen nicht nur mit reifen und mit unreifen Weibchen, sondern auch mit unreifen Männchen Kopulationen ausführen. Eisig konnte weiter feststellen (26, p. 793), daß „die reiferen Männchen mit den Juvenes, deren Geschlecht sich noch gar nicht manifestiert hat, ebenso kopulieren, wie mit jugendlichen Männchen und Weibchen“. Die Bedeutung dieser Vorgänge läßt sich nicht ermitteln.

Eine Ausnahme in den Sexualverhältnissen der Capitelliden bildet nach Eisig *Clistomastus*, welcher sich dadurch von anderen Capitelliden unterscheidet, daß die Genitalschläuche und Genitalöffnungen bei ihm nicht zur Entwicklung gelangen. Das Tier führt die Begattung nicht aus, und die Befruchtung der Eier findet außerhalb des Organismus statt. Die Geschlechtselemente werden in der Weise entleert, daß verschieden lange Abdominalpartien sukzessiv abgeschnürt werden, und die Keimelemente durch die Rißstellen der Segmente nach außen gelangen.

In der Ordnung der Oligochäten gibt es ebenfalls keine Einheitlichkeit in den sexuellen Verhältnissen. Hier findet ebenfalls bei gewissen Arten die Entleerung der Geschlechtselemente nach außen und die äußere Befruchtung statt. Nach den Angaben U. Pierantonis gelangen die weiblichen Geschlechtszellen bei der Tubificide *Phallodrilus* unter Zerreißung des Hautmuskelschlauches des Tieres nach außen. Es scheint aber, daß die Tiere diesen Vorgang nicht überleben.

Bei anderen Obligochäten findet eine Begattung statt. Dieser Prozeß wurde sehr genau von E. Hering (45) beim Regenwurm beschrieben. „Bei der Begattung legen sich die Würmer zunächst mit den Bauchseiten aneinander, doch in entgegengesetzten Richtungen. Jeder vertieft durch Einziehen des Bauches den Gürtel und die benachbarten Ringe zu einer kahnförmigen Grube, in die sich der andere Wurm hineinlegt. Es beginnt eine reichliche Absonderung von Schleim, der, indem er allmählich an der Oberfläche erhärtet, beide Würmer als eine gemeinschaftliche Hülle umschließt. Die Vereinigung wird immer inniger, besonders in der Gegend des Gürtels und der männlichen Oeffnungen.“ Der Same, welcher von beiden Tieren (die Regenwürmer sind Zwitter) ausgeschieden wird, tritt aus den Oeffnungen der beiden Samenleiter aus, fließt jederseits in einer durch wellenartige Muskelkontraktionen gebildeten Längsrinne bis zum Gürtel hin und wird hier in die Samentaschen des anderen Wurmes aufgenommen.

Die Eier werden nach Hering beim Austritt aus dem Eileiter, beim Eilegen, befruchtet.

Fig. 133, welche der Arbeit von K. Foot (33) entnommen ist, stellt den Begattungsprozeß bei dem Regenwurm (*Allobophora foetida*) dar. Auf dieser Abbildung ist nur zirka ein Fünftel des Körpers und zwar der vordere Körperabschnitt von jedem der kopulierenden Tiere zu sehen. Der von den Tieren ausgeschiedene Schleim umhüllt hier den vom 8. bis zum 33. Segment sich erstreckenden Körperteil. Ein Teil der Eier ist bereits abgelegt und schimmert durch die Schleimhülle durch.

Die **Egelwürmer** (*Hirudinea*) sind Zwitter. Bekanntlich münden die männlichen und die weiblichen Geschlechtsapparate in der Medianlinie des Vorderleibes. Die männliche Geschlechtsöffnung liegt vor der weiblichen. Für die Physiologie der Begattungsvorgänge ist die anatomische Tatsache von großer Wichtigkeit, daß bei der Ordnung der Gnathobdelliden das männliche Kopulationsorgan sich als ein fadenförmiger Penis darstellt, welcher aus einem knieförmig gebogenen Muskelsacke vorgestülpt wird; bei den Rhynchobdellidenordnungen der Egelwürmer dagegen besteht der Begattungsapparat aus einem zweihörnigen Sack, welcher mit der Prostatadrüse im Zusammenhang steht.



Fig. 133. Der Kopulationsprozeß von *Allobophora foetida*. Nach K. Foot (33).

Der Begattungsprozeß der Egelwürmer besitzt bereits eine umfangreiche Literatur. Es wird allgemein angegeben, daß zwei Begattungstypen bei den Hirudineen vorhanden sind: der eine, welcher noch mehr verbreitet ist, beruht auf jedesmaliger Ausscheidung eines chitinigen kanalartigen Kopulationsapparates der sogenannten Spermatophore, welche Spermatozoen enthält und vom begattenden Individuum an der Haut des Partners eingepflanzt wird. Dem anderen Begattungsmodus liegt die Immissio penis in die weibliche Geschlechtsmündung zugrunde.

Die erste Begattungsart wurde besonders in neuerer Zeit viel untersucht. In seiner sehr interessanten, der Reproduktion der Hirudineen speziell gewidmeten Arbeit hat E. Brumpt (14) nicht nur viele neue Tatsachen aus diesem Gebiete veröffentlicht, sondern auch

die betreffende Literatur zusammengestellt. Die Spermatophore ist ein Gebilde von gallertartiger Konsistenz und (je nach der untersuchten Art) von recht variabler Gestalt. Die Figg. 134, 135, 136 illustrieren die Gestalt der Spermatophoren von verschiedenen Egelwürmerarten. Jede Spermatophore ist hauptsächlich aus Spermatozoen zusammengesetzt die sich in einem oft zweizipfligen Sack befinden. An dem untereren Ende der Spermatophore befindet sich eine zum Austritt der Spermatozoen bestimmte Oeffnung. Die Spermatophoren sind in den männlichen Geschlechtsorganen ausgebildet. Die Anheftung der Spermatophoren findet während der Kopulation statt. Dieser Vorgang wurde von Jijima (51a), Brandes (9), Kowalewsky (62), Brumpt (14) u. a. beobachtet. Der Kopulation selbst geht das Vorbereitungsstadium („préludes" Brumpt) voran. Diese Stadien dauern besonders lange bei solchen Exemplaren, welche bereits mehrmals im Leben kopuliert hatten. Unmittelbar vor der Kopulation beschreibt Brumpt bei den Herpobdelliden, daß die männliche Geschlechtsmündung breit geöffnet ist und jedes Tier gewaltige Versuche ausführt, um die in

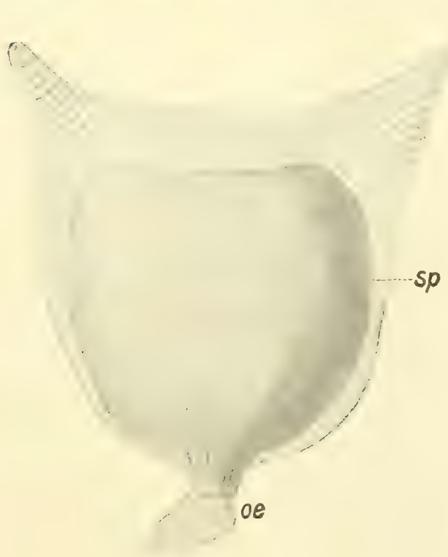


Fig. 134.

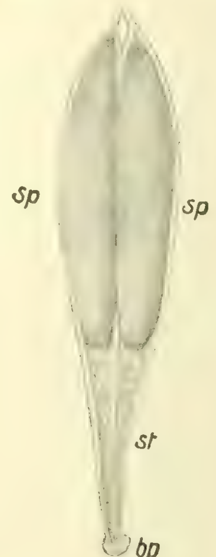


Fig. 135.

Fig. 134. Spermatophore von *Trachelobdella punctata*. *oe* Oeffnung für den Austritt des Spermas, *sp* Spermamasse. Nach Brumpt aus Korschelt u. Heider (61).

Fig. 135. Spermatophore von *Glossosiphonia complanata*. *bp* Basalplatte, *sp* Spermamasse, *st* Stiel. Nach Brumpt aus Korschelt u. Heider (61).

Bildung begriffene Spermatophore an der Haut des Partners anzuheften (Fig. 137). In Fig. 138 ist ebenfalls die Begattung von *Herpobdella atomaria* dargestellt. Das eine Tier (links) ist an der Glaswand angeheftet, das andere (rechts) an seinem Partner. Durch die Haut ist die Stelle sichtbar, in welcher sich das zwischen den longitudinalen Muskeln angesammelte Sperma vorschiebt. Nachdem die männliche Geschlechtsmündung die Haut des anderen Individuums berührt hat, beruhigen sich die Tiere, die Rigidität ihrer Körper läßt nach, sie erweichen und reagieren auf äußere Reize nur sehr schwach. Dieser Zustand dauert bis zum Ende der Kopulation,

welche bei den Herpobdelliden 10 Minuten bis zu einer Stunde, in manchen Fällen sogar länger dauert.

Während dieser Zeit wird das Sperma des einen Individuums in die Haut des anderen langsam eingespritzt. Die Spermatophore spielt hier hauptsächlich die Rolle einer vermittelnden Kanüle; sie ist jedoch bei dieser Tierart auch bei dem Injektionsvorgang tätig, da ihre Wände elastisch sind und der Spermatophorensack sehr prall mit Samenfäden gefüllt ist. Nach vollzogener Begattung trennen sich die Tiere, indem sie wieder heftige Bewegungen ausführen und jeder den entleerten Spermatophorensack in der Haut seines Partners zurückläßt.



Fig. 136.

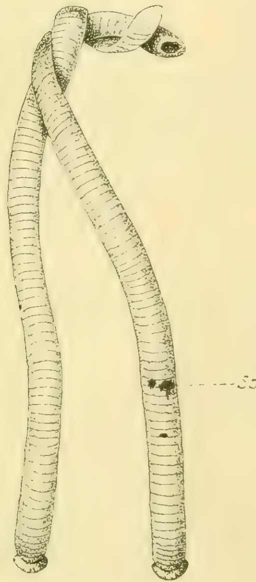


Fig. 137.


Fig. 138.

Fig. 136. Spermatophore aus *Clepsine planata* mit ausfließendem Inhalt. *a* äußere, *i* innere Hülle. Nach WHITMAN aus KORSCHELT und HEIDER (61).

Fig. 137. Begattung von *Herpobdella atomaria*. *Sp* Spermatophore, welche vor 48 Stunden angeheftet wurde. Nach BRUMPT (14).

Fig. 138. Begattung von *Herpobdella atomaria*. Späteres Stadium. Nach BRUMPT (14).

Bei manchen Glossosiphoniden hat man auch die einseitige Besamung beobachtet; sie kann sich jedoch bei denselben Arten auch wechselseitig vollziehen. Fig. 139, 140 stellen die Kopulation bei *Glossosiphonia complanata* dar, und zwar die Stellung der Tiere während und nach der Begattung.

Bei *Piscicola geometrica* haben KOWALEWSKY und BRUMPT ebenfalls sehr genau den Begattungsvorgang studiert. Die Spermatophoren werden während der Begattung unterhalb des weiblichen Genitalorificium angeheftet.

Eine weitere Frage, mit der sich die Forscher beschäftigten, geht dahin, das Schicksal der Spermatozoen, welche mit der Spermatophore an die Haut geheftet wurden, zu ermitteln. Sehr gründlich wurde dieser Punkt von A. Kowalewsky bei *Helobdella algira* untersucht. Die Spermatozoen sollen bei diesem Tiere durch die in der Haut präexistierenden Kanäle durchwandern und gelangen in die ventralen Lakunen im Innern des tierischen Organismus, wo sie sich massenhaft ansammeln. Erst aus den ventralen Lakunen der Clitellumgegend zerstreuen sie sich in zwei Richtungen: ein Teil geht in die generelle Zirkulation über und wird durch die Zellen der phagocytären Organe, d. i. durch die Elemente der nephridialen Kapsel



Fig. 139. Begattung von *Glossosiphonia complanata* (Anfangsstadium). Nach Brumpt (14).



Fig. 140. Begattung von *Glossosiphonia complanata*. Die Tiere gehen auseinander. Spermatophoren angeheftet. Nach Brumpt (14).

resorbiert. Die aus der Arbeit von Kowalewsky reproduzierten Abbildungen illustrieren dasjenige Stadium, in welchem die Spermatozoen zuerst ins Blut geraten (Fig. 141) und dann sich in den phagocytären ein- oder zweikernigen Zellen befinden. Ein anderer Teil der Samenfäden dringt durch die Wand des Eileiters in sein Inneres ein und kann die Eier befruchten; nach Kowalewsky geschieht dies während der Eiablage.

Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse des Eindringens der Spermatozoen bei der von Brumpt (14) untersuchten *Piscicola geometrica*. Der genannte Autor konnte mit vollkommener Sicherheit feststellen, daß in der Haut der Tiere keine präexistierenden Mündungen der Hautkanäle vorhanden sind. Die an der Haut angehefteten Spermatophoren reizen das Epithel stark und rufen eine lokale Mortifikation desselben hervor. Durch diese Stelle dringen die Samenfäden in das subepitheliale Bindegewebe, hier finden sich zahlreiche feine Kanälchen, welche Brumpt sogar durch Injektion nachzuweisen vermochte. Die Spermatozoen benutzen diesen Weg, um in das Innere des Tieres vorzudringen. Wie Kowalewsky und auch Brumpt nachgewiesen haben, findet zeitweilig eine Ansammlung von Spermatozoen in den Blutlakunen statt (Fig. 143), sie isolieren sich dann jedoch, werden vollkommen frei und zerstreuen sich in allen Geweben (Fig. 141). Dieser Autor konnte auch mehrmals beobachten, daß die Spermatozoen die Fähigkeit zum Durchdringen durch verschiedene

Gewebe und Zellen besitzen (Fig. 142 u. 143), was bekanntlich bei anderen Arten nie vorkommt. Man kann hier in der Tat von einer Infektion durch die Spermatozoen reden. Aber eben dieser Eigentümlichkeit der Samenfäden verdanken sie die Möglichkeit der Befruchtung der Eier, welche sich in den Ovarien resp. Eileitern befinden.

Es drängt sich noch die Frage auf, ob bei den Hirudineen nicht auch die Parthenogenese oder Autofecondatio stattfindet. Die von Brumpt (14) ausgeführten Versuche mit der Isolierung einzelner Exemplare haben diese Vermutung definitiv ausgeschlossen.

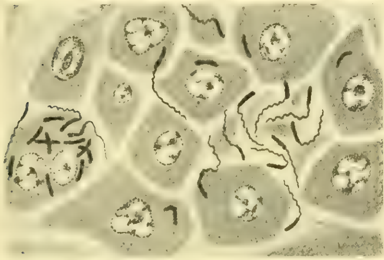


Fig. 141.

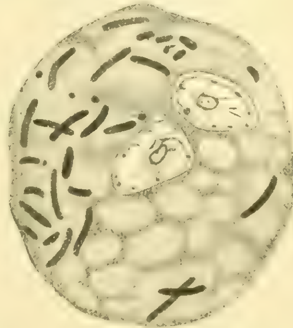


Fig. 142.

Fig. 141. Das Gewebe des Körpers von *Holobdella algira*, durch welches die Spermatozoen wandern. Nach Kowalewsky (62).

Fig. 142. Eine Zelle aus der nephridialen Kapsel von *Holobdella*. Im Innern der Zelle zahlreiche Spermatozoen. Nach Kowalewsky (62).

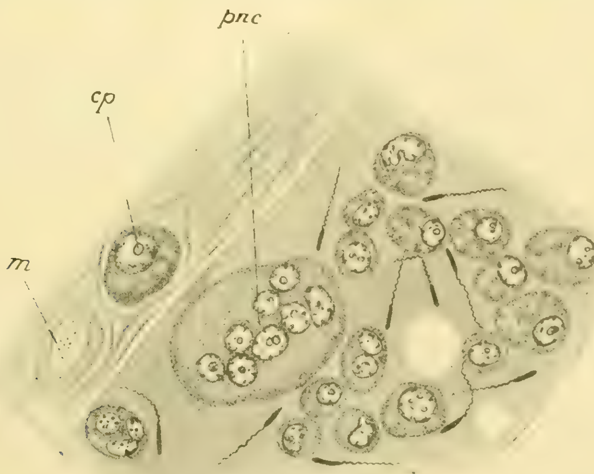


Fig. 143. Ein Körperteil von *Holobdella algira*. *cp* Körperparenchymzelle, *m* Muskelfaser, rechts das Blut mit Leukocyten und zahlreichen Spermatozoen, *pnc* polynukleäre Blutzelle. Nach Kowalewsky (62).

Endlich möchte ich noch erwähnen, daß von Whitman (119) Experimente mit künstlicher hypodermaler Befruchtung mit Erfolg ausgeführt wurden.

Der zweite Begattungstypus, welcher auf Immissio penis beruht, findet z. B. bei *Hirudo medicinalis* statt. Zuerst wird dabei das Sperma

ejakuliert und der Ductus ejaculatorius (die Fortsetzung des Vas deferens) wirkt jetzt als Saugpumpe (Brandes), die den Inhalt der Vesicula in die Samenreservoire in den Peniskopf hinübertreibt. In der zweiten Begattungsphase beginnen die Kontraktionen des sogenannten Peniskopfes, durch die der Samen in den Sinus genitalis getrieben und mit dem Sekret der Prostata und der Cowperschen Drüse gemischt wird; die sich daran schließenden Kontraktionen des Cirrusbeutels führen endlich das Sperma in den sackförmig erweiterten Teil der Vagina des Partners (Brandes, 9).

So interessant auch verschiedene Modifikationen in dem Begattungsvorgang bei verschiedenen Egelwürmern sind, so können wir uns doch nicht länger dabei aufhalten; ich verweise in dieser Hinsicht auf die mehrmals zitierte Arbeit von Brumpt (14) und das von diesem Autor zusammengestellte Literaturverzeichnis.

ε) Die **Moostierchen** (**Bryozoen**) bilden eine Tiergruppe, bei der keine Begattung stattfindet. Bei der geschlechtlichen Zeugung findet eine äußere Befruchtung statt.

e) Manteltiere (Tunicata).

Die Manteltiere sind hermaphroditische Tiere mit zwei getrennten Geschlechtstieren. Die produzierten Sexualelemente gelangen durch besondere Ausführgänge nach außen. Die Befruchtung findet also außerhalb des Organismus statt, so daß wir uns deshalb hier im Kapitel über Begattungserscheinungen mit dieser Gruppe nicht befassen. Ich möchte nur auf die Bemerkungen hinweisen, die wir oben (p. 650 und 651) den Geschlechtsverhältnissen bei diesen Hermaphroditen gewidmet haben.

f) Stachelhäuter (Echinodermata)

brauchen an dieser Stelle nicht besprochen zu werden, da ihre Geschlechtselemente nach außen entleert werden, wo auch die Befruchtung stattfindet; es existieren also zwischen den elterlichen Individuen keine Geschlechtsverhältnisse. Die Angaben über die Begattung der Crinoiden und Asteriden haben sich als irrtümlich erwiesen.

g) Weichtiere (Mollusca).

Die Fortpflanzung bei diesen Tieren ist ausschließlich sexuell. Weder Parthenogenese noch vegetative Vermehrung wurden hier konstatiert.

α) Die **Amphineuren** legen zum größten Teil ihre Geschlechtselemente vor der Befruchtung ab, diese erfolgt hier also bei der Mehrzahl der Gattungen außerhalb der Geschlechtswege. Bei Chitonen erfolgt sie oft in dem Kiemenraum des Weibchens, wohin auch die ins Wasser entleerten Spermatozoen gelangen.

Nach Plate (91) erfolgt bei *Chiton viviparus* die Befruchtung innerhalb des weiblichen Geschlechtsapparates.

Bei den aplacophoren Amphineuren sind die Geschlechtsverhältnisse bisher noch nicht vollständig aufgeklärt. Aus den Angaben von Hubrecht[1]), welcher schon in der Zwitterdrüse der Neomeniiden furchende Eier gefunden hat, konnte der Schluß gezogen werden, daß bei diesen Tieren Selbstbefruchtung stattfinden kann. Die Organisation der äußeren Geschlechtsorgane spricht jedoch entschieden dafür, daß Begattung zwischen zwei Individuen vorkommt. Pruvot (92) hat Individuen von *Neomenia aglaopheniae* zu

1) Zit. nach Simroth (107, p. 192).

zweien zusammengerollt gefunden, allerdings nicht nachgewiesen, daß sie miteinander kopulieren. Nach SIMROTH, der sich auf WIRENS (121) morphologische Untersuchungen stützt, ist die wechselseitige Begattung nicht wahrscheinlich. Dagegen liegt die Vermutung nahe, daß bei der bisher nicht beobachteten Kopulation das eine Individuum als Männchen das andere als Weibchen funktioniert. Auch in der soeben erschienenen Referatarbeit über Amphineuren gibt H. F. NIERSTRASZ (82) an, daß das Vorkommen der Kopulation bei Solenogastren feststeht, obschon direkte Beweise für diese Erscheinung noch fehlen. Wenn man jedoch den morphologischen Bau des Geschlechtsapparates untersucht, so fällt es sofort auf, daß sich bei Solenogastren stark entwickelte Begattungsorgane nachweisen lassen. Als solche kommen besonders in Betracht die sogenannten Penisstacheln (strangförmige Körper), welche eine komplizierte Struktur besitzen und mit sackförmigen Drüsen in Verbindung stehen sollen. Solche Penisstacheln findet man bei Neomenien: *Archaemenia* und *Hemimenia*. Bei anderen Formen der Amphineuren erreichen die Kopulationsorgane keine so starke Entfaltung wie bei den Neomenien. Sie werden in jenen Fällen nicht als Penisstacheln, sondern als Kopulationsstacheln bezeichnet. Sie sind nach NIERSTRASZ (82) einfacher gebaut und entbehren der Drüsen.

β) Die **Muscheltiere** (**Lamellibranchiata**) sind meist getrennten Geschlechtes, es kommen jedoch in dieser Gruppe auch hermaphroditische Individuen vor (*Anatinidae*, *Pecten*, *Ostrea*, *Sphaerium*, einige *Cardium*-Arten). Die Geschlechtselemente, welche in paarigen Gonaden produziert werden, werden aus dem Geschlechtsapparat entleert und die Befruchtung erfolgt bei ihnen in der Regel im Mantel oder Kiemenraume des mütterlichen Tieres. Die von den Männchen ins Wasser entleerten Spermatozoen gelangen mit demselben in den Kiemenraum der Weibchen und können hier die Eier befruchten.

γ) Die **Schnecken** (**Gastropoda**) sind teilweise getrennten Geschlechtes, teilweise wieder hermaphroditisch. Die Opisthobranchier sind zwitterig, ihre Geschlechtsorgane münden an der rechten Seite des Körpers.

Der Geschlechtsapparat dieser Tiere wurde sehr genau von J. GUIART (42b) beschrieben. Als Beispiel kann uns der zur Familie der Pleurobranchiden gehörende *Oscanius membranaceus* dienen, dessen Geschlechtsapparat Fig. 143a darstellt. Von der Zwitterdrüse (*GH*), welche zwischen den Leberlappen liegt, geht der hermaphroditische Kanal (*CW*) ab, der sich in zwei Gänge teilt: der längere von ihnen bildet den Samenleiter (*CD*), der kürzere den Ovidukt (*O*). Der Samenleiter durchbohrt die akzessorische Drüse, Prostata (*PR*), und endet in dem männlichen Geschlechtsglied, Penis (*P*), dessen Mündung an der rechten Körperseite liegt. Mit dem Eileiter (*O*) kommuniziert stets eine akzessorische Drüse (zuweilen zwei) und die Bursa copulatrix (*CC*). Die weibliche Geschlechtsmündung liegt ebenfalls an der rechten Körperseite, hinter der männlichen Geschlechtsöffnung. Noch weiter nach hinten liegt die dritte Mündung des Geschlechtsapparates, die oft mit der weiblichen kommuniziert, das ist die Mündung von zwei akzessorischen Drüsen (*GG*) dieses hermaphroditischen Geschlechtsapparates, und zwar der Eiweiß- und Schleimdrüse. Die Kopulationsorgane können evaginiert werden.

Der Begattungsprozeß wurde kurz von MOQUIN-TANDON (80) beschrieben. Nach diesem Autor ist die Begattung bei diesen Herm-

aphroditen gegenseitig. Bei der Begattung wird das Kopulationsorgan in die Kopulationstasche eingeführt und es müssen dabei die Tiere „en face l'un de l'autre" orientiert sein. Das Sperma wird dabei in einen von zwei Kanälen gelangen und zwar in denjenigen, welcher direkt mit der Kopulationstasche kommuniziert. In der Kopulationstasche verbleibt jedoch das Sperma nicht, sondern wird im Receptaculum seminis aufbewahrt.

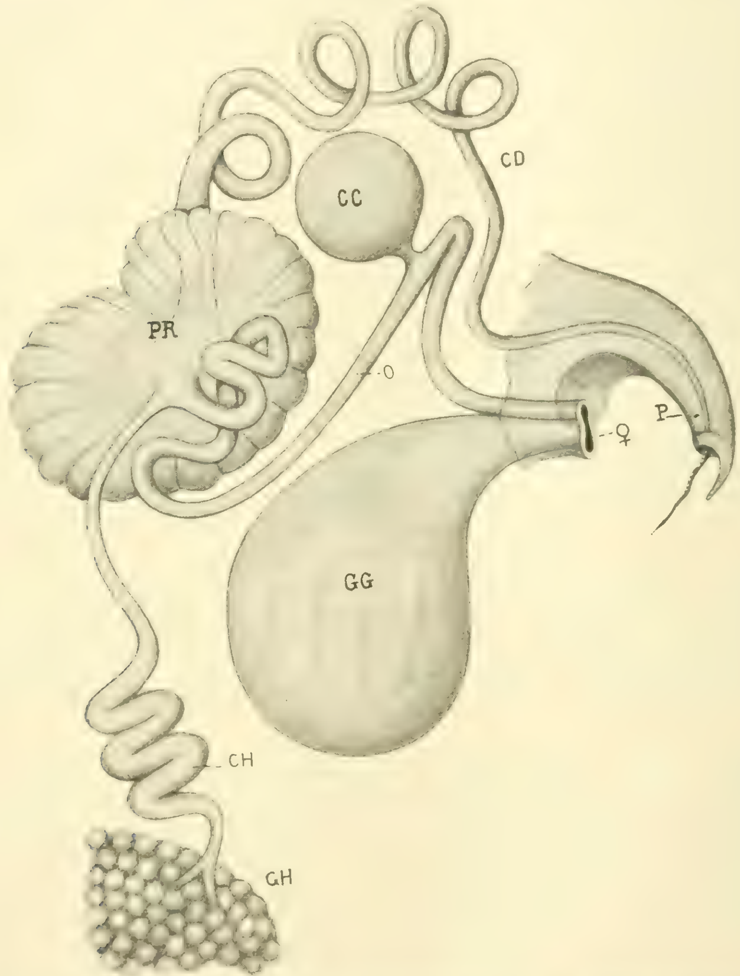


Fig. 143a. Der hermaphroditische Geschlechtsapparat von *Oscanius membranaceus*. *CC* Bursa copulatrix, *CD* Vas deferens, *CH* hermaphroditischer Kanal, *GG* Eiweiß- und Schleimdrüse, *GH* hermaphroditische Geschlechtsdrüse, *PR* Prostata, *P* Penis, ♀ weibliche Geschlechtsmündung zugleich die Mündung der Eiweiß- und Schleimdrüse. Nach Guiart (42b).

Am genauesten wurden die Begattungsvorgänge bei der Nudibranchiengruppe von E. Hecht (43b) geschildert. Dieser Forscher machte die interessante Beobachtung, daß die befruchtungsfähigen Tiere einander wahrscheinlich mit Hilfe des Geruchssinnes finden. Daß die Geruchsempfindungen bei diesen Tieren

eine Rolle spielen, hat HECHT auch durch besondere Experimente wahrscheinlich gemacht: er hat Stücke von Actinien in Bassins, in denen *Eolis* gehalten wurden, hineingebracht und bemerkt, daß sich nach kurzer Zeit alle Tiere aus dem Aquarium dabei versammelten. Nachdem sich die befruchtungsbedürftigen Tiere getroffen haben, geht jedes von ihnen an die rechte Seite seines Partners, wo sich die Mündung des Geschlechtskanals befindet. Sie lagern sich dabei derart, daß die kaudale Extremität des einen Partners sich gegen die cephalische Extremität des anderen wendet (Fig. 143b). Die äußeren Genitalorgane werden dabei evaginiert; bei der Kopulation, welche in Fig. 143a dargestellt ist, erfolgt nach E. HECHTS Angabe eine Torsion des Penis, so daß der Kopulationsapparat nach hinten gerichtet ist, es findet auch eine „demitorsion de la lame copulatrice“ statt, so daß sie jetzt aus der vertikalen in eine horizontale Stellung übergeht. In dieser Lage kommen die Kopulationsorgane miteinander in Kontakt. Bei dem größten Teile der Nudibranchen fungiert jedes Individuum gleichzeitig als männliches und weibliches Wesen und die Ejakulation des Spermas findet gleichzeitig bei beiden Individuen statt. Nach der Kopulation erfolgt bald die Invagination der beim Coitus evaginierten Kopulationsorgane.



Fig. 143b.



Fig. 143c.

Fig. 143b. Begattung von zwei *Eolis coronata*. Nach HECHT (43b).
Fig. 143c. Zwei *Elysia viridis* an einem Ast von *Codium*. Nach HECHT (43b).

Die Begattungsvorgänge findet man bei Nudibranchen am häufigsten in der bei *Eolis coronata* beschriebenen Art. HECHT konnte aber bei *Elysia viridis* eine andere Stellung der Tiere beobachten. In Fig. 143c ist die Begattungsposition dieser Tiere wiedergegeben. Wir sehen, daß ein Individuum um das andere spiralig geschlängelt ist. Die Tiere sind mit ihren kaudalen Extremitäten an einer festen Unterlage angeheftet und bleiben mit ihren Bauchflächen miteinander

in Kontakt. Jedes Tier umschreibt dabei eine und eine halbe Tour. Sie berühren sich zuerst mit den Ruten, sodann erfolgt der eigentliche Coitus, und nach etwa 10 Minuten gehen sie auseinander, um bald wieder den Kopulationsakt zu wiederholen.

Bei Pteropoden wurde die Begattung von Wagner (115) und Boas (7) beobachtet. Nach Wagner genügen zur normalen Begattung nicht, wie sonst im Tierreiche, zwei Individuen, sondern es müssen sich daran drei Individuen beteiligen. Das eine Individuum soll nach N. Wagner sein Kopulationsorgan in die Geschlechtsöffnung des zweiten hineinstrecken, den Samen desselben aufnehmen, seinen eigenen Samenbehälter damit füllen, dann ein drittes Exemplar als Weibchen aufsuchen und letzteres mit dem Samen des ersten Individuums befruchten.

Die Angaben von N. Wagner finden in den Beobachtungen von Boas (7), die allerdings am fixierten Material gemacht wurden, keine Bestätigung. Der letzgenannte Autor hatte Gelegenheit, die Begattung an Individuen zu studieren, die sich nach der Fixierung nicht geschieden haben. Aus diesen Beobachtungen an Gymnosomen läßt sich folgendes Bild des Kopulationsvorganges rekonstruieren. Die Begattung ist gegenseitig (die Pteropoden sind hermaphroditisch). Die kopulierenden Individuen wenden sich mit der Bauchseite einander zu, ihre Köpfe sind auch gegen dieselbe Seite gerichtet (Fig. 143 d). Das Kopulationsorgan des einen Individuums wird in die Geschlechtsöffnung des anderen eingeführt und vice-versa. Es ist hier zu beachten, daß der Penis bei *Clione* sich in zwei Aeste teilt. Der eine ist kurz und dick, der zweite schlank und lang[1]). Bei der Kopulation sind die Kopulationsorgane gekreuzt; dabei ist jedoch nur der kurze und dicke Ast in die Geschlechtsöffnung des anderen Partners eingeführt, der schlanke und lange Ast ist nach hinten gestreckt.



Fig. 143d. *Clione limacina*, **zwei hermaphroditische Individuen in wechselseitiger Begattung begriffen. Nach Boas (7).**

Die Prosobranchier, die sich durch getrenntes Geschlecht auszeichnen, entleeren entweder die Sexualelemente frei ins Wasser, was besonders bei sessilen Formen vorkommt, oder es vollzieht sich bei ihnen eine Begattung. Von Boutan (8) wurde festgestellt, daß die Spermaentleerung bei *Fissurella* auf verschiedene äußere Reize hin erfolgt.

Bei denjenigen Formen, bei welchen die äußeren Begattungsorgane vorhanden sind, vollzieht sich der Kopulationsvorgang. Dieser Prozeß wurde von Simroth (107, p. 630) bei *Cyclostoma* beobachtet. „Die Tiere bleiben ganz und gar in ihren Gehäusen und legen sich in entgegengesetzter Richtung, also unter einem Winkel von 180°, aneinander, so daß Peristom auf Peristom paßt. Man sieht nur die Schalen, und erst wenn man sie auseinanderzieht, bemerkt man den

1) Vergl. aber auch die Angaben von Kwietniewski (62a) über den Bau des Penis bei *Clione*.

von dem einen Tier in die Atemhöhle des anderen herüberziehenden Penis.“

Die Begattung wurde von H. SIMROTH (107) auch bei *Pomatia* beschrieben. Das Männchen besteigt nach den Angaben dieses Forschers die Schale des Weibchens, so daß beide Schalen einander parallel nach unten gerichtet sind. Das Männchen führt, rechts an der Schale des Weibchens sitzend, den großen Penis in dessen Atemhöhle ein. Von hier aus gelangen die Spermatozoen in den weiblichen Geschlechtskanal. Fig. 144 stellt das Schema des weiblichen Genitalapparates der *Neritina fluviatilis* dar. Die Spermatozoen dringen durch die Kopulationsöffnung in die Vagina, von da gelangt das Sperma in die Bursa copulatrix, sodann in das Receptaculum seminis, welches durch einen besonderen Gang mit der unteren Partie des Oviduktes in Verbindung steht. Die Eier dagegen, welche in der weiblichen Gonade produziert worden sind, gelangen durch den Eileiter in seine oben erwähnte untere Partie, welche als Befruchtungsraum bezeichnet wird. In diesem Raum soll sich der Befruchtungsvorgang vollziehen, und die befruchteten Eier werden nach außen entleert. Die Lungenschnecken (Pulmonata) sind Hermaphroditen. Die erste Frage, welche sich vom physiologischen Standpunkte hier aufdrängen muß, ist die, ob hier Selbstbefruchtung resp. Selbstbegattung stattfinden kann.

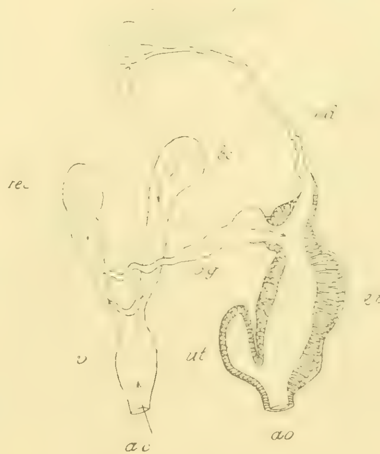


Fig. 144. Weibliche Geschlechtswerkzeuge von *Neritina fluviatilis*. *ac* Kopulationsöffnung, *ao* Oeffnung für die Eiablage, *bc* Bursa copulatrix, *ei* Eiweißdrüse, *od* Ovidukt, *ov* Ovar, *rec* Receptaculum seminis, *ut* Uterus (Cocondrüse), *v* Vagina, *vg* Kanal zwischen den männlichen und weiblichen Ausführungswegen. Die Pfeile deuten den Weg an, den vermutlich das Sperma nimmt. Nach GILSON aus H. SIMROTH (107).

Hinsichtlich der Selbstbefruchtung hat bereits im Jahre 1889 M. BRAUN angegeben, daß dieselbe bei Pulmonaten vorkommen muß. L. PLATE (90) hat bei seinen morphologischen Studien über opisthopneumone Lungenschnecken festgestellt, daß bei den Testacellen an der Wurzel des Penis und der Vagina je ein dünner nach hinten verlaufender Kanal entspringt und diese beiden Kanäle ineinander übergehen. Es besteht also ein besonderer Kanal, der den Penis und die Vagina miteinander verbindet. An das Vas deferens schließt sich weiter eine kleine Blase, das Receptaculum seminis an, in welchem das eigene Sperma aufbewahrt werden kann. Mit Recht schließt L. PLATE aus diesen Befunden, daß in morphologischer Beziehung in der Organisation des Geschlechtsapparates dieser Hermaphroditen Einrichtungen zur Selbstbefruchtung vorliegen. Die eventuelle Möglichkeit der Selbstbefruchtung, welche sich sonst an isolierten Tieren leicht mit Sicherheit entscheiden ließe, wäre nach der Ansicht von PLATE (90) eigentlich nur fakultativ. Die Selbstbefruchtung würde sich nur dann vollziehen, wenn der Schnecke keine Gelegenheit geboten wäre, sich von einer anderen begatten zu lassen.

H. Simroth (106) untersuchte gründlich die Geschlechtsorgane der Testacelliden (*Solenochlamys, Trigonochlamys*, *Pseudomylax*, *Phryxolestes* und *Hercanolestes*) und stellte fest, daß das Sperma in dem proximalen Abschnitt des Penis mit einer Spermatophorenhülle versehen wird. Simroth hat im Penis dieser Raublungenschnecken fertige Spermatophoren gefunden, in einem Falle sogar zwei Spermatophoren in einem Exemplar. Der Genitalporus öffnet sich hier nur zur Eiablage und bleibt sonst durch einen entsprechenden Sphincter verschlossen. Die Spermatophore wird durch die Peristaltik des Penis in seinen unteren Abschnitt getrieben, wird dort zwischen zwei Wülsten des Peniskanals eingeklemmt und durch beiderseitiges Zusammendrücken entleert. Da der Genitalporus verschlossen ist, gelangt der aus der Spermatophore entleerte Samen vermutlich aufwärts nach dem proximalen Ende des Spermoviduktes resp. in das Receptaculum und kann die Eier befruchten.

Wenn man beachtet, daß die Spermatophoren in der Regel unmittelbar vor der Begattung organisiert werden, wenn man weiter beachtet, daß Simroth zwei Spermatophoren in dem Geschlechtstraktus eines Individuums gefunden hat, so kann das nur dadurch erklärt werden, daß die Spermatophoren behufs Selbstbefruchtung erzeugt worden sind. Simroth spricht die Vermutung aus, daß die versteckte Lebensweise, wahrscheinlich in Verfolgung von Regenwürmern, es den Raubschnecken erschwert, einen Partner zur Begattung zu finden, und daß deshalb die Erscheinung der Selbstbefruchtung als Ausdruck der Anpassung an die Lebensbedingungen anzusehen ist.

Ich bin weit davon entfernt, das Vorkommen der Selbstbefruchtung bei dieser Schneckengruppe zu bezweifeln — die Angaben von Plate und Simroth sind sehr überzeugend, ich stimme jedoch mit Plate überein, daß ein positiver Beweis dafür erst durch völlige Isolierung der Tiere erbracht werden könnte. Ich möchte ferner darauf noch hinweisen, daß es bisher nicht definitiv entschieden wurde, ob und wie sich die Begattung zwischen zwei Individuen vollzieht, ob also die Selbstbefruchtung fakultativ ist oder regelmäßig vorkommt.

Es muß noch beachtet werden, daß die biologischen Forschungen neuerer Zeit positiv nachgewiesen haben, daß in gewissen Pulmonatenfamilien die Selbstbefruchtung nie vorkommt. So befaßte sich A. Lang (64) in den Vorversuchen zu seinen klassischen Kreuzungsstudien bei Heliciden mit diesem Problem. Er hielt von den Arten *Helix pomatia, Helix aspersa, Helix arbustorum* einzelne, von den Arten *Helix hortensis, Helix nemoralis*, *Helix sylvatica* ziemlich zahlreiche Exemplare von Jugend auf, unter günstigsten Bedingungen in Einzelhaft, zum Teil bis zum Tode. Von diesen Einsiedlern lebten viele Exemplare mehrere Jahre im erwachsenen Zustande. „Kein einziges dieser unbefruchteten Tiere hat je entwicklungsfähige Eier abgelegt“, Lang konnte dabei aber konstatieren, daß unbefruchtete Exemplare von *H. pomatia* und *adspersa* Eier ablegten, die sich jedoch nie entwickelten. — Auf Grund dieser Versuche ist also erwiesen, daß die genannten *Helix*-Arten sich ohne Begattung nicht fortpflanzen können. Die Selbstbefruchtung oder Selbstbegattung ist demnach bei dieser Pulmonatenfamilie ausgeschlossen.

Wie der Begattungsvorgang bei den Schnecken verläuft, ob er

ein- oder wechselseitig ist, wie sich dabei die beiden hermaphroditischen Tiere verhalten, das sind alles Fragen, welche bereits genau untersucht wurden und eine ziemlich umfangreiche Literatur besitzen. Hinsichtlich dieser Literaturangaben verweise ich auf die schöne unlängst erschienene Arbeit von F. MEISENHEIMER (76), welcher mit größter Genauigkeit den Begattungsvorgang von *Helix pomatia* untersucht hat. Ich lasse hier hauptsächlich die Angaben dieses Forschers folgen. Er hat etwa 50 Kopulationen und Eiablagen beobachtet und bildet die wichtigsten Phasen dieses Prozesses in seiner Arbeit ab.

Zum Verständnis des Begattungsvorganges bei der Weinbergschnecke will ich hier wenigstens mit einigen Worten die Prinzipien des Baues des Genitalapparates dieses Tieres streifen; ich verweise jedoch im übrigen auf die Lehrbücher der Zoologie, resp. die spezielle Arbeit von v. JHERING (51).

Die Zwitterdrüse (Fig. 145) von *Helix* ist in einem der ersten Schalenumgänge mitten in die Leber eingelassen. Der teilweise geschlängelte Zwittergang führt in den dickwandigen Oviductus (Fig. 145 *ovid*), welcher auch als Uterus bezeichnet wird. Dieser Kanal erweitert sich in seinem letzten Abschnitt zur Vagina, die sich nach geradem Verlauf im Porus genitalis öffnet. Mit der Scheide steht noch ver-



Fig. 145.

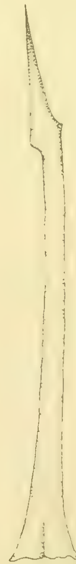


Fig. 146.

Fig. 145. Genitalapparat von *Helix pomatia*. *atr* Atrium, *bft* Befruchtungstasche, *ein* Eiweißdrüse, *fd* fingerförmige Drüsen, *fl* Flagellum, *ovid* Ovidukt, *p* Penis, *pfs* Liebespfeilsack, *rebl* Endblase des Receptaculums, *ret* Retractoriumstiel des Penis, *rst* Stiel des Receptaculums, *vd*, *vd* einzelne Abschnitte des Vas deferens, *zd* Zwitterdrüse, *zg* Zwitterdrüsengang. Nach MEISENHEIMER (76).

Fig. 146. Liebespfeil von *Zonitoides arboreus*. Nach v. JHERING (51).

mittelst eines langen Kanales (*rst*) ein kleines Bläschen, das sogenannte Receptaculum seminis (Fig. 145 *rebl*) in Verbindung wie auch zwei Drüsensysteme, und zwar die fingerförmige und die Eiweißdrüse. Mit der Scheide ist noch ein dickwandiger Blindsack (*pfs*) verbunden, welcher einen aus kohlensaurem Kalk bestehenden Liebesdolch (Fig. 146) ausscheidet, der bei dem Begattungsakt die Rolle eines Reizmittels spielt, wie wir weiter unten sehen werden.

Die Spermatozoen, welche ebenfalls in der zwitterigen Drüse produziert werden, werden zuerst durch denselben Zwittergang (Fig. 145 *zg*) wie die Eier durchgeleitet. Sodann gelangen die Spermatozoen in den dickwandigen Kanal, der als Oviduct weiter als Uterus bezeichnet wurde. Von dieser Stelle jedoch, an welcher der Uterus in die Scheide übergeht, trennt sich von ihm auch ein besonderer für Spermatozoen bestimmter Kanal: das Vas deferens (*vd*), welches in Windungen zum Genitalporus gelangt. In der unteren Partie schwillt es zum Penis (*p*) an, mit welchem der Musculus retractor (*ret*) und ein blinder schlanker Schlauch, das Flagellum, verbunden sind. Der Penis ist ausstülpbar. Die Geschlechtsmündung liegt rechtseitig meist neben dem After oder dicht vor ihm am Kopfe.

Nach J. Meisenheimer lassen sich in dem ganzen Kopulationsvorgang mehrere Phasen unterscheiden. Während der ersten Phase, welche als einleitendes Liebesspiel bezeichnet wird, kriechen die Tiere gleichsam suchend umher, und dieses beginnt sofort, wenn sie sich zufällig treffen oder wenn sie absichtlich zusammengegeben werden. Die Tiere ruhen dabei auf dem hintersten Fußabschnitte, sich auch auf die Schalenwindungen stützend, die vorderen Teile der Fußsohlen sind senkrecht emporgehoben. Die Fußsohlen beider Partner gleiten aufeinander hin und her, die Atmung der Tiere wird intensiver, was aus den weit geöffneten Atemöffnungen ersichtlich ist. Dieses Vorspiel dauert nur kurze Zeit, die Schnecken sinken wieder zusammen „und nehmen nun eine eigentümliche zusammengekauerte Haltung ein, indem sie mit abgehobenem Vorderkörper und halb eingezogenen Fühlern fast bewegungslos einander gegenüber verharren, Fußsohle fest gegen Fußsohle gepreßt.

Nach einer ungefähr eine halbe Stunde dauernden Pause beginnt die zweite Phase des Begattungsaktes, das Ausstoßen der Liebespfeile.

Diese Phase wird durch lebhaftes Aufrichten beider Schnecken, gegenseitiges Belecken und Betasten der Mundpapillen (Tafelfig. 1) eingeleitet. Sodann erheben sich die Körper noch mehr, und die Begattungsteile werden entfaltet, und zwar zuerst die weiblichen, dann ist auch ein Teil des Penisrohres wahrnehmbar. Jetzt wird von den Tieren eine ansehnliche Menge einer weißlich aussehenden Flüssigkeit ausgeschleudert, welche das Sekret der fingerförmigen Drüse (Fig. 145 *fd*) des Genitalapparates bildet. Die Rolle dieser Flüssigkeit besteht darin, „die Wände des Pfeilsackes und seiner Lippen, sowie wohl noch des vorderen Scheidenabschnittes geschmeidig und schlüpfrig zu erhalten, was das Ausstoßen des Pfeiles und vielleicht die Einführung des Penis in die Vagina erleichtert (Meisenheimer). Gleich darauf wird der Liebespfeil von einem der Partner und zwar demjenigen, welcher bei dem ganzen Begattungsakte die „aktive“ Rolle spielt, in den Körper der anderen Schnecke eingestoßen, doch geschieht es nicht immer an einer und derselben Stelle. Manchmal wird das Tier durch den Liebespfeil empfindlich verletzt. Es kommt aber auch vor, daß beide Tiere gleichzeitig ihre Liebespfeile aus-



Fig. 1.



Fig. 3.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 2.



Fig. 4.

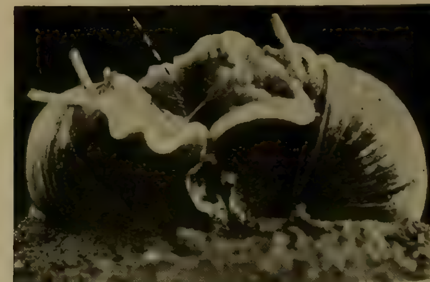


Fig. 7.

Kopulation von *Helix pomatia.* Nach MEISENHEIMER.

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena**.

Tafel I (nach MEISENHEIMER, 76) stellt den Begattungsprozeß bei der Weinbergschnecke, *Helix pomatia*, dar.

Fig. 1. Vorbereitungsphase zum Ausstoßen der Liebespfeile. Gegenseitiges Belecken und Betasten.

Fig. 2. Das eine Tier hat den Liebespfeil von seinem Partner empfangen und beginnt mit den Körperbewegungen, welche die Phase des Ausstoßens des Liebespfeiles einleiten.

Fig. 3. Das Stadium der Begattungsversuche. Die Geschlechtsöffnungen der beiden Partner sind wahrnehmbar.

Fig. 4. Dieselbe Phase. Das Vorwölben und Abschwellen des Genitalfeldes, die Entfaltung des Penisrohres.

Fig. 5. Die Phase der eigentlichen Begattung.

Fig. 6, 7. Das Verhalten der Tiere nach dem Begattungsakt.

Erklärung der Abkürzungen: *Gschöf* Geschlechtsöffnung, *Lbpf* Liebespfeil, *Pfs* Pfeilsack, *Pp* Papille, *Ps* Penis, *Psr* Penisrohr, *Spr.phr* Spermatophore, *Spr.phr.F* Spermatophorenfaden, *Vg* Vagina.

stoßen. Tafelfig. 2 stellt die Phase dar, wo das eine Tier nach dem Empfangen des Pfeiles vom Partner seinerseits mit den einleitenden Körperbewegungen zum Ausstoßen des Pfeiles beginnt. Diese Phase kann sich stundenlang ausdehnen. Das Ausstoßen des Liebespfeiles wird durch die am Boden des Pfeilsackes sich befindende Papille bewirkt, an welcher der Liebesdolch ruht. Dieses Vorstoßen der Papille wird durch die Tätigkeit des äußeren Muskelmantels hervorgerufen. Die innere Einrichtung des Pfeilsackes illustriert Fig. 147, aus welcher man auch den Mechanismus des Vorstoßens der Papille resp. Ausstoßens des Liebespfeiles ersehen kann.

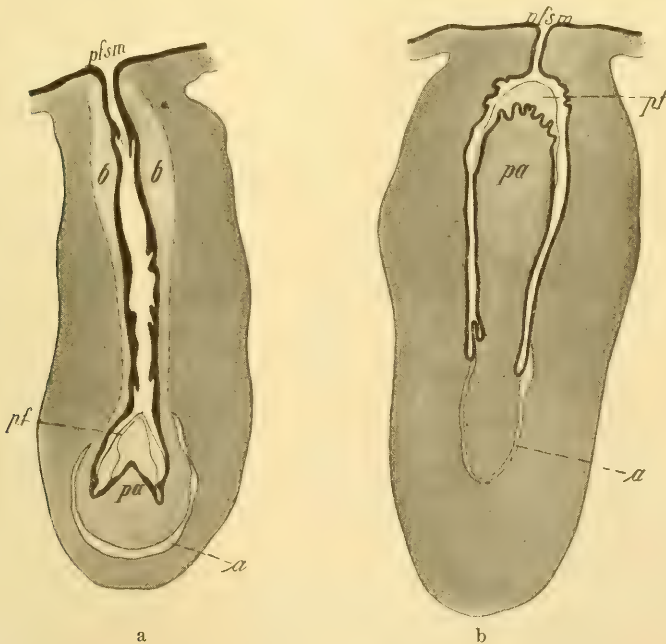


Fig. 147. Längsschnitte durch den Liebespfeilsack von *Helix pomatia*, a im Ruhezustande, b nach Ausstoßung des Liebespfeiles. *a* Trennungsschicht zwischen innerer Muskelpapille und äußerem Muskelmantel, *b* lockeres Gewebe in der Umgebung der inneren Pfeilsackwandung, *pa* innere Papille, *pf* Liebespfeil, *pfsm* Mündung des Liebespfeilsackes. Nach MEISENHEIMER (76).

Nachdem das durch den Liebesdolch getroffene Tier den augenblicklichen Schmerz überwunden hat, schickt es sich selbst dazu an, den Liebespfeil auszustoßen, zeigt sich stets stark sexuell erregt, ja es beginnt sofort mit seinen Coitusversuchen. Nun folgt die nächste Phase, welche man als Begattungsversuche bezeichnen kann. Während dieser Phase werden die Begattungsorgane, sowohl die Scheiden als auch die Penisrohre vollauf entfaltet und die Tiere machen Versuche, „ihre Vorderkörper derart aneinander vorbeizuschieben, daß sich dieselben kreuzen und die rechte Kopfseite des einen Tieres die entsprechende des anderen Tieres berührt, wodurch erst die Genitalöffnungen unmittelbar aneinander gegenüber zu liegen kommen". Die Versuche, die ausgerollten Penisrohre in die Vaginaöffnungen einzuführen, dauern oft längere Zeit; wenn sich die Begattungsorgane verfehlen, so werden sie wieder in den Körper zurückgezogen und nach entsprechender Körperstellung wieder ausgerollt. Die Coitusversuche illustriert Tafelfig. 3, 4. Der Mechanismus der Penisausstülpung bei den Schnecken erklärt sich durch die Tätigkeit der in der Peniswand enthaltenen Muskeln und außerdem durch Veränderungen in der lokalen Blutzirkulation. In der letzten Phase der Penisausstülpung (schon während der Begattung selbst) werden bedeutende Mengen von Blutflüssigkeit in die Zwischenräume der Muskelsepten eingeführt, und die Anstauung des Blutes bewerkstelligt die Anschwellung des vorderen Penisendes.

Während des eigentlichen Begattungsaktes dringt der Penis in die bisher noch nicht vollkommen entfaltete Scheide ein, die Tiere verhalten sich jetzt ganz ruhig, ihre Stellungen veranschaulicht Tafelfig. 5. Wir sehen die Körper hoch erhoben, die Fußsohlen sind stark aneinander gepreßt, die Köpfe der Schnecken gegeneinander derart verschoben, daß die rechten Seiten (dort liegen die Genitalöffnungen) einander zugewendet sind und sich durch die Begattungsorgane verbinden. Nach 4—7 Minuten beginnen die Tiere sich voneinander zu lösen. Während des Begattungsaktes, welcher in der Regel wechselseitig ist und nur ausnahmsweise einseitig, werden die Spermatophoren jedes der beiden Partner in die Geschlechtswege des anderen übertragen.

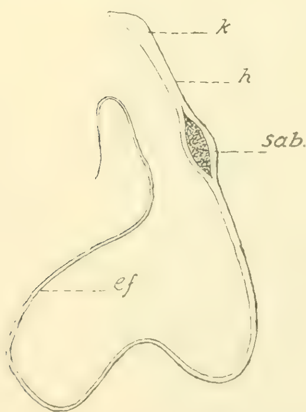


Fig. 148. Spermatophore von *Helix pomatia* in natürlicher Größe. *k* Kopfabschnitt, *h* Halsabschnitt, *sam* Samenbehälter, *ef* Endfaden der Spermatophore. Nach Meisenheimer (76).

Die Spermatophoren der Schnecken wurden mehrfach von vielen Autoren untersucht. Nach Meisenheimer, welcher sich mit der Struktur und Ausbildung der Spermatophoren ebenfalls befaßte, besteht die Spermatophore (Fig. 148) aus einem knopfartig verdickten vorderen Abschnitt, an diesen schließt sich ein dünnerer Hals an, und darauf folgt ein länglich-ovaler Spermatozoenbehälter, der in einen langen, peitschenförmigen Faden endet. Das Sperma gelangt aus der Zwitterdrüse durch das Vas deferens; die gallertige Substanz, von welcher

das Spermatozoenpaket umhüllt ist, wird durch das Flagellum geliefert und die endgültige Formierung der Spermatophore vollzieht sich im Lumen des Penisrohres. Die definitive Ausbildung der Spermatophore verläuft in den männlichen Geschlechtswegen unmittelbar vor dem Coitus oder während des Begattungsaktes selbst (Meisenheimer).

Die Spermatophore wird durch den Penis in den Geschlechtsapparat des anderen Partners eingeführt, und zwar ist dabei zu beachten, daß der Penis bei der Begattung bei den Schnecken nicht nur die ganze Scheide ausfüllt, sondern weit in den Stiel des Receptaculum seminis eindringt. Die Spermatophore wandert sodann stielaufwärts bis zur Endblase des Receptaculums.

In der letzten Phase des Begattungsaktes ziehen sich die Tiere zurück. Die beiden Schnecken, welche ihre Geschlechtsteile während des eigentlichen Begattungsaktes stark aneinander gepreßt hielten, ziehen jetzt ihre Ruten aus den Scheiden der Partner heraus. Der Penis zeigt jetzt ein verändertes Aussehen, auffällig erscheinen nämlich an seiner Oberfläche die wulstartigen Auftreibungen (Tafelfig. 6, 7). Er rollt sich sodann langsam ein, und die Geschlechtsöffnungen der beiden Partner sind bloß noch durch die Spermatophorenfäden verbunden (Tafelfig. 7). Auch die Vagina stülpt sich jetzt ein. Während des oft mehrere Stunden dauernden Gegenübersitzens, wobei die Schnecken ihre Fußsohlen oft lange noch aufeinander gepreßt halten, werden die Spermatophorenfäden gänzlich in das Receptaculum eingezogen, und damit ist der ganze Begattungsprozeß zu Ende: die Tiere, die sich nach vollzogenem Coitus in völligster Erschlaffung befinden, kriechen davon.

Es ist beachtenswert, daß nach den Erfahrungen Meisenheimers und anderer Autoren, welche auch schon vor ihm den Begattungsprozeß beobachtet haben, die Schnecken während des Coitus eine überaus große Teilnahmlosigkeit gegen ihre Umgebung zur Schau tragen. Die Begattung wird von den Schnecken mehrmals wiederholt (Pfeiffer, 85; Keferstein und Ehlers 57; Meisenheimer, 76), und es wurden sogar noch an demselben Tage zwei Kopulationsakte beobachtet.

Wie lange kann das Sperma im aktiven Zustande im Receptaculum seminis aufbewahrt werden? Die Antwort auf diese Frage finden wir in den Versuchen von Lang. Dieser Forscher hat bei seinen Kreuzungsexperimenten, zu welchen mehrere Arten von Heliciden (*Helix nemoralis*, *hortensis*, *sylvatica*, *austriaca*, *stauropolitana*) verwendet wurden, festgestellt, daß, wenn zwei verschiedene Arten nach dem Winterschlaf zusammengebracht und zusammen in je einem Zuchtbehälter abgesondert wurden, die aus den Eiern ausgeschlüpften Jungen keinen Bastardcharakter, sondern den reinen Typus eines der Eltern aufwiesen. Die Vermutung, daß die Zuchtexemplare in ihren Receptaculen einen Vorrat von Sperma, welches von der im vorigen Jahre vollzogenen Kopulation herrührte, behalten hatten, hat sich in späteren Versuchen bestätigt. A. Lang (64) hat zu diesem Zwecke eine Anzahl von Individuen von Jugend auf als Einsiedler gehalten, dann zur Kopulation zugelassen und nachher wieder als Einsiedler isoliert. Lang konnte nun beobachten, daß die Tiere nicht nur im Jahre der Kopulation, sondern auch in mehreren darauf folgenden Jahren eine gesunde Nachkommenschaft erzeugten.

Durch diese Versuche ist also in einwandfreier Weise die Eigenschaft des Spermas bewiesen, im Receptaculum seminis lange Zeit lebens- und befruchtungsfähig zu bleiben.

δ) **Tintenfische (Cephalopoden).** In dieser Klasse der Weichtiere sind die Geschlechter getrennt. Die Befruchtung der Geschlechtselemente vollzieht sich innerlich, und es findet also dabei stets Begattung statt. Auch hier muß ich einige anatomische Bemerkungen vorausschicken.

Bei vielen Tintenfischen tritt ein sexueller Dimorphismus auf. So ist z. B. bei *Argonauta* die Differenz zwischen dem Männchen und Weibchen sehr auffällig. Die Weibchen unterscheiden sich hier durch bedeutende Größe sowie den Besitz einer äußeren Schale sofort von dem kleinen schalenlosen Männchen. Bei anderen Autoren ist die Differenz nicht so stark. In dem Eingeweidesack, und zwar in der Spitze desselben liegt die Genitaldrüse, deren Höhle mit dem Cölom in offener Kommunikation steht. Die Produkte der Gonade fallen direkt in die Cölomhöhle und werden aus derselben durch besondere Ausführgänge abgeleitet. Der Ovidukt, resp. die Ovidukte münden in der Mantelhöhle, wo sich auch Anhangsdrüsen (Nidamentaldrüsen) befinden, welche die zur Umhüllung und Verbindung der Eier dienende Kittsubstanz ausscheiden.

Im Samenleiter kann man mehrere Abschnitte unterscheiden: der erste ist vielfach gewunden, sodann folgt eine erweiterte Samenblase mit der Prostatadrüse an ihrem Ende und weiter ein geräumiger Spermatophorensack, die sogenannte Needhamsche Tasche, welche durch eine Papille in die Mantelhöhle mündet.

Sehr interessant stellt sich das männliche Begattungsorgan dar. Als Prinzip gilt hier die Umwandlung eines Mundarmes des Männchens zum Begattungsorgane und Spermatophorenträger, dem sogenannten Hectocotylus, welcher von dem Organismus abgelöst werden kann. Diese Erscheinung wurde von Steenstrup (109) entdeckt und seither von vielen Autoren beobachtet und weiter erforscht. Die neueren Arbeiten von E. Racovitza (93, 94), Chun (20), Marchand (73) bringen viele interessante, morphologische Details über den Bau des männlichen Genitalapparates der Tintenfische. Die Erscheinung der Hektokotylie wurde besonders bei den Octopodengattungen beobachtet, und zwar nur an einem oder zwei Armen. Die Hektokotylisierung von zwei Dorsalarmen wurde neuerdings von C. Chun (20) bei *Calliteuthis* und *Histioteuthis* beschrieben. Die Umwandlung des Armes zum Hectocotylus hat folgenden Verlauf: Der betreffende Arm ist anfänglich in einem pigmentierten Säckchen eingeschlossen (Fig. 149). Durch Platzen des Säckchens wird der Arm frei, und die Falten des Säckchens bilden eine die Spermatophoren aufnehmende Tasche. Die Tasche steht mit dem im Innern des Hectocotylus verlaufenden Kanal, welcher durch die ganze Länge des Armes verläuft und an seinem Ende ausmündet, in Verbindung. „Das Endstück des Armes ist zu einem langen, fadenförmigen Penis umgewandelt, welcher anfangs ebenso in einem besonderen Säckchen eingeschlossen liegt, wie der ganze Arm in der Hectocotylustasche. Bei ausgestülptem Penis bleibt das Säckchen als ein Anhang an einer Basis zurück." (Hescheler, 97.)

Der Kopulationsvorgang der Tintenfische wurde von J. Kollmann (60) schon im Jahre 1875 beschrieben. In dieser Schilderung

hebt der genannte Autor hervor, daß die kopulierenden Tiere „einen grimmigen Kampf auf Leben und Tod“ führen, „ein Ringen, das die wilde Stärke und Gewandtheit dieser Tiere vielleicht am besten hervortreten läßt“. KOLLMANN (60) weist darauf hin, daß bei dem Begattungsakte der zu einem Samenträger umgewandelte Arm durch die Atemöffnung in den Mantel des Weibchens eindringt, um dort wie bei den Octopoden, Eledonen oder Sepien den Samen zurückzulassen. Die gewaltigen Bewegungen, welche das Tintenfischweibchen ausführt, hält KOLLMANN für Reflexbewegungen, welche durch Einführung des fremden Körpers in den Atemweg entstehen müssen.

Sehr genaue Beobachtungen des Begattungsprozesses bei den Cephalopoden verdanken wir E. RACOVITZA (93, 94). Er hat den Coitus bei *Sepiola Rondeletii* zuerst beschrieben. Das Männchen, obschon bedeutend kleiner als das Weibchen, erfaßte dieses heftig und wendete es mit der ventralen Körperfläche nach oben; sodann führte

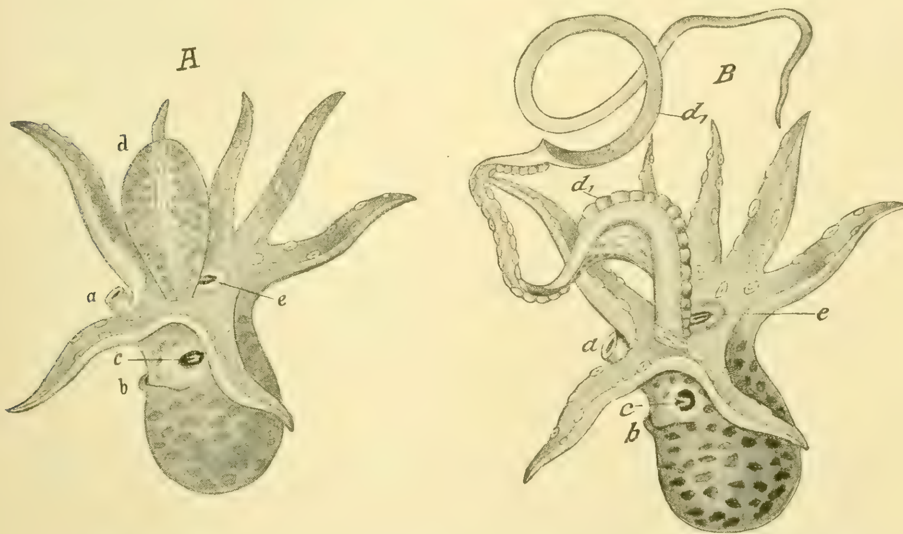


Fig. 149. Männchen von *Argonauta argo*. A mit in das Säckchen (*d*) eingeschlossenem Hectocotylus. B mit freiem Hectocotylus, *a* Trichter, *b* Rand der Mantelfalte, *c* linkes Auge, *d* Säckchen, *d,* Hectocotylus, *e* Mund. Nach H. MÜLLER aus HESCHELER (47).

er das erste Armpaar (und zwar den linken und den hektokotylisierten Arm) in die Mantelhöhle des Weibchens, das zweite Paar war inzwischen ausgestreckt, das dritte umschlang den Hals, das vierte lag zwischen den Armen des Weibchens. Der Coitus dauerte 8 Minuten. Während dieser Zeit bemühte sich das Männchen, das Weibchen möglichst weit von sich entfernt zu halten. Das Weibchen dagegen, welches während des Begattungsaktes nicht atmen konnte, machte gewaltige Versuche, sich von seinem Partner zu befreien.

Bei *Octopus vulgaris* wurde der Begattungsvorgang ebenfalls von E. RACOVITZA (94) beschrieben. Er beobachtete diesen Prozeß im Aquarium. Das Männchen war bedeutend größer als das Weibchen. Die Stellung, welche die Tiere während des Begattungsaktes einnehmen, stellt die aus der Arbeit von E. RACOVITZA entnommene

Abbildung (Fig. 150) dar. Während des Coitus hält das Männchen das Weibchen möglichst fern von sich. Mit dem vollkommen ausgestreckten Arm des dritten Armpaares streichelte es längere Zeit das Weibchen. Die übrigen Arme des Männchens sind nach oben gebogen, bleiben jedoch während der Begattung unbewegt. Der hektokotylisierte Arm biegt sich bei den Bewegungen S-förmig. Nach diesem einige Zeit lang dauernden Vorspiel führt das Männchen seinen hektokotylisierten Arm in die Mantelhöhle des Weibchens ein, was eine spastische, heftige Kontraktion des Körpers beim Weibchen bewirkt, welches dabei jedoch keinen Versuch macht zu entfliehen. Während des ganzen Begattungsaktes verhielt sich das Weibchen vollkommen passiv. Racovitza hat dabei auch festgestellt, daß das Männchen seine übrigen Arme zum Festhalten des Weibchens von *Octopus* nicht gebraucht, sondern mit dem Weibchen nur vermittelst des hektokotylisierten Armes in Kontakt bleibt. Demgegenüber behauptet Bergmann (4), daß sowohl bei *Octopus vulgaris*, wie auch bei *Sepia officinalis* beim Coitus ein Kampf zwischen dem Weibchen und Männchen geführt wird. Der Coitus dauerte bei dem *Octopus*

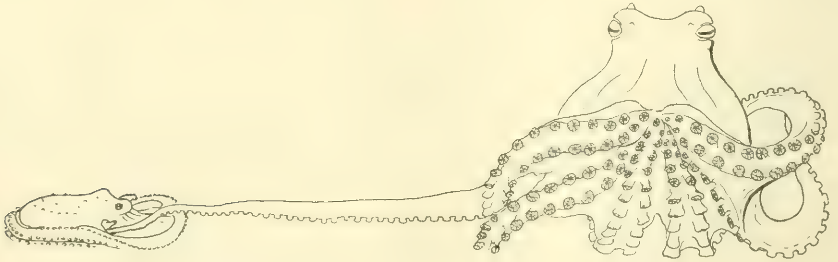


Fig. 150. Begattung von *Octopus vulgaris*. Nach Racovitza (93).

fünf Viertelstunden. Nach der ersten halben Stunde seit der Einführung des Hectocotylus in die Mantelhöhle konnte bei dem Weibchen ein Anfall von spastischen Kontraktionen beobachtet werden. Racovitza vermutet, daß durch die Bewegung des Hectocotylus in der Atemhöhle das Weibchen gereizt wird. Nach Beendigung des Begattungsaktes entfernt das Männchen den hektokotylisierten Arm aus der Mantelhöhle des Weibchens; beide Tiere bleiben jedoch noch über eine Stunde an ihren früheren Stellen ruhig sitzen.

Racovitza hatte Gelegenheit, den Begattungsvorgang mehrmals zu beobachten. Stets verlief er auf dieselbe, oben beschriebene Weise. Es ist noch zu erwähnen, daß dasselbe Tintenfischpaar zwei- oder sogar dreimal täglich kopulierte. Racovitza hält es jedoch für unwahrscheinlich, daß die Tiere auch in der Natur im Meere den Begattungsprozeß so oft wiederholen, wie es im Aquarium beobachtet wird; der Autor hat nämlich bemerkt, daß nach der ersten vollzogenen Kopulation das Weibchen das Zusammentreffen mit dem Männchen meidet. Es ist einleuchtend, daß ihr dies im Aquarium bedeutend schwerer gelingt als eventuell im Freien. Einen echten Kampf bei der Begattung konnte Racovitza bei dieser Tintenfischart nicht feststellen.

Die Begattung bei *Rossia* konnte RACOVITZA nicht beobachten, alles spricht jedoch dafür, daß sie in derselben Weise verläuft, wie wir sie bei *Sepiola* kennen gelernt haben.

Während des Begattungsaktes vollzieht sich die Ueberführung des Spermas aus dem männlichen Organismus in die weiblichen Geschlechtswege. Die in der Gonade produzierten Spermatozoen werden bei den Cephalopoden im unteren Teile des männlichen Geschlechtsweges in Spermatophoren organisiert. Die Struktur der Spermatophoren der Tintenfische wurde mehrmals untersucht. Die Arbeiten von MILNE-EDWARDS (76a), DUVERNOY (25a) und besonders das gründliche Studium der Spermatophoren bei *Rossia* von RACOVITZA haben wichtige morphologische und physiologische Momente auf diesem Gebiete zutage gefördert[1]). Den wesentlichsten Teil jeder Spermatophore bildet der Samenbehälter. Die Samenmasse ist hier von der zweischichtigen Wand des Samenbehälters umgeben. Der Samenbehälter liegt im hinteren Teile der Spermatophore, und an seinem hinteren Ende liegt ein spiraliger Faden, welcher den Samenbehälter mit der Spermatophorenkapsel verbindet. Vor dem Samenbehälter liegt ein sogenannter Ejakulationsapparat, welcher aus mehreren Bestandteilen zusammengesetzt ist und teilweise eine filamentöse Struktur aufweist. Der Samenbehälter (Fig. 151 *Sb*) mitsamt dem Ejakulationsapparat ist in einer dreischichtigen Hülle eingeschlossen, aus welcher nur der Endfaden am Vorderende der Spermatophore nach außen hervorgeht.



Fig. 151. Spermatophore von *Rossia macrosoma*. *Ejp* Ejakulationsapparat, *f* Endfaden des Ejakulationsapparates, *Sb* Samenbehälter, *Sk* Spermatophorenkapsel. Nach RACOVITZA (93).

Die Spermatophore wird bei dem oben beschriebenen Kopulationsakt durch den Hectocotylus in den weiblichen Organismus, und zwar zwischen die die Oviduktmündung umgebenden Falten eingeführt (RACOVITZA, 93, p. 530), hierauf beginnt die Ejakulation des

1) Vgl. die Beschreibung der Spermatophoren von Cephalopoden im Lehrbuch der Embryologie von KORSCHELT und HEIDER (61), p. 439 ff.

Samens, in der man mehrere aufeinander folgende Phasen unterscheidet. Das Prinzip des ganzen Vorganges besteht in der Evagination der Spermatophore und in dem darauf folgenden Platzen des mit dem Samenbehälter kommunizierenden Spermatophorenkanals an einer bestimmten Stelle. Nachdem nämlich die Spermatophore vom Männchen in die die Mündung des Oviduktes umgebenden Falten eingeführt ist, erfolgt die Entrollung einer Art von Ligatur, welche die vordere Oeffnung der Spermatophore schließt. Infolgedessen wird mit Hilfe des elastischen Ejakulationsapparates, der sich sofort entrollt, die Evagination des Samenbehälters bewirkt, welcher sich wie ein Handschuhfinger

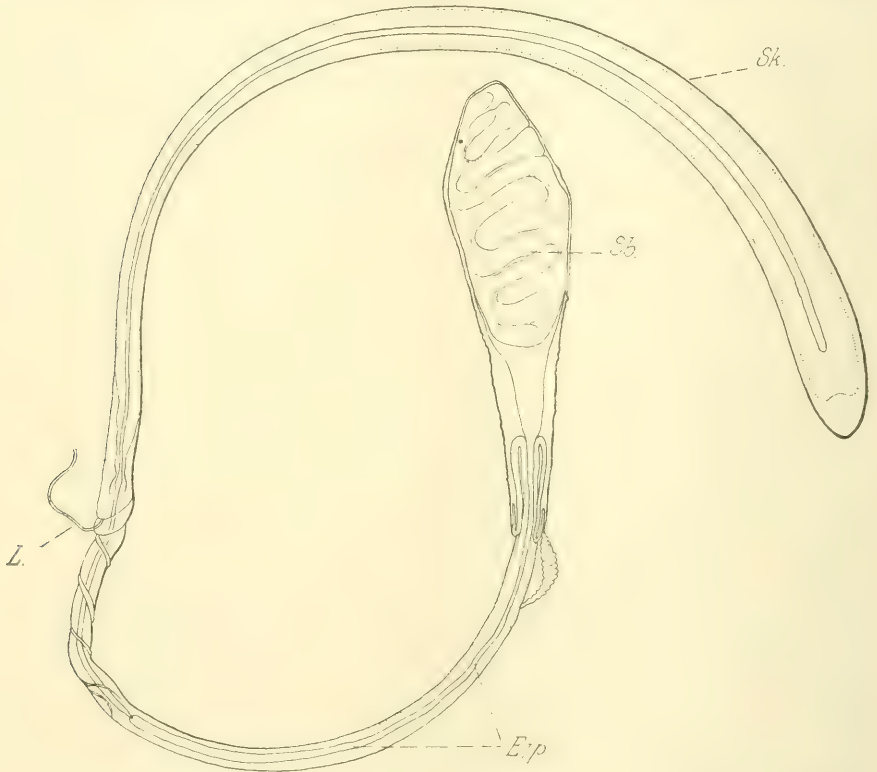


Fig. 152. Spermatophore von *Rossia macrosoma* nach vollzogener Ejakulation. Die Spermatophore ist umgekrempelt. *L.* Ligatur, *Sb.* Samenbehälter, *Sk.* die Wand der umgekrempelten Spermatophorenkapsel. Nach Racovitza (93).

nach außen umkrempelt. Fig. 152 stellt die Spermatophore nach vollzogener Umkrempelung dar. Der Samenbehälter verändert sein Aussehen, er hat jetzt eine eiförmige Gestalt und wird als sekundärer Samenbehälter bezeichnet. Dieser Vorgang verläuft unter der Haut der Falten, welche die weibliche Geschlechtsmündung umgeben. Hier erfolgt auch der zweite Akt der Ejakulation, d. i. das Abbrechen der langen Hülse, welche bekanntlich blind geschlossen war. Die Spermatophore wird dadurch in zwei Abschnitte geteilt. Der erste Abschnitt (Fig. 153) besteht aus dem Samenbehälter, dessen Wand

(Tunica interna) sich in einen langen Schlauch verlängert, der zweite aus der blind geschlossenen Spermatophorenhülse und dem Ejakulationsapparat (aus welchem nur ein Teil der sogenannten Tunica interna bei dem ersten Abschnitt zurückgeblieben ist).

Durch diesen Bruch der Spermatophore ist die Oeffnung für den Samenbehälter geschaffen, so daß die Spermatozoiden jetzt nach außen gelangen können.

Es folgt jetzt also der Prozeß der Entleerung des Samenreservoirs, welcher sehr langsam vor sich geht. Die Spermatozoiden gelangen in die Mantelhöhle des Weibchens. Nach Racovitza (93, p. 534) unterliegt es keinem Zweifel, „daß die Befruchtung im Momente erfolgt, wenn die Eier aus dem Ovidukte heraustreten und in die Mantelhöhle gelangen“.

Von Racovitza wurde darauf hingewiesen, daß man manchmal in dem Körpergewebe der Männchen, also z. B. unter der Haut der Arme die Spermatophore findet. Der genannte Autor erklärt die Tatsache dadurch, daß bei dem Kampfe, welcher bei der Kopulation zwischen dem Männchen und dem stärkeren Weibchen stattfindet, die Spermatophore nicht an die Bestimmungsstelle gelangt, sondern, daß sich das Männchen dabei selbst verwundet und unter seine eigene Haut die Spermatophore injiziert. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß die Spermatophoren im Kampfe zwischen zwei Männchen unter die Haut des einen von ihnen gelangen können.



Fig. 153. Der Samenbehälter nach dem Abbrechen von der Spermatophorenhülse. Nach Racovitza (93).

h) Gliederfüßler (Arthropoda).

Die Arthropoden pflanzen sich auf geschlechtlichem Wege fort, und zwar entwickeln sich hier die Eier entweder nach vorhergehender Befruchtung oder parthenogenetisch, resp. auch durch Pädogenese. Die Besprechung der Geschlechtsver-

hältnisse bei diesem Stamme der Tiere muß einzeln für die Unterstämme der Crustaceen und Tracheaten erfolgen.

I. Crustaceen.

a) Die **Ruderfüßler (Copepoda)** zeichnet ein stark ausgeprägter Sexualdimorphismus aus. Bei manchen parasitischen Copepoden ist sogar die Entwicklung der Männchen so gehemmt, daß sie das Cyclopsstadium nicht überschreiten, auf diesem Entwicklungsstadium jedoch kopulieren können. Bei den Copepoden liegen die Geschlechtsdrüsen im Cephalothorax und in den Brustsegmenten. Sie sind unpaarig, seltener paarig. Die Ausführgänge dagegen sind in den meisten Fällen paarig und münden an dem ersten Segmente des Hinterleibes.

Die Fortpflanzungsverhältnisse bei den Ruderfüßlern wurden von v. Siebold (103), Schmeil (98) u. a. am gründlichsten jedoch neuerdings von E. Wolf (122) geschildert. Der letztgenannte Autor hat bei den einheimischen Copepoden auch die Kopulationsorgane genauer untersucht. Die Männchen sind hier kleiner als die Weibchen, die erste, resp. die ersten Antennen der Männchen bei den Copepoden sind zu Greifwerkzeugen modifiziert, welche mit auffallend starker Muskulatur und sehr reichen Sinnesdornen ausgestattet sind. Bei den Centropagiden ist nach Wolf das 5. (rudimentäre) Fußpaar zum Kopulationswerkzeug differenziert, und zwar so, daß der rechte Fuß als Greiffuß dient, der linke dagegen, welcher zu einer Zange umgebildet ist, die Spermatophore bei ihrem Heraustreten aus dem Körper erfaßt und sie an der Geschlechtsöffnung des Weibchens befestigt. Bei den Harpacticiden ist das 3. Fußpaar als Kopulationsorgan stark modifiziert.

Wolf (122) hat den Begattungsprozeß bei mehreren Copepoden genau beobachtet. Als Orientierungsorgan scheinen bei den Männchen die an den Antennen wahrnehmbaren Sinnesdornen zu fungieren, dabei kann man jedoch beobachten, daß die Männchen oft falsch orientiert zu sein scheinen, da z. B. das Männchen von *Diaptomus* oft ein anderes Männchen mit dem Greiforgan erfaßt.

Gewöhnlich geht die Begattung, z. B. bei *Diaptomus gracilis*, folgendermaßen vor sich: Das Männchen umfaßt plötzlich mit seiner rechten Greifantenne die Furca eines vorbeischwimmenden Weibchens. Dieses macht anfänglich Versuche, das Männchen abzuschütteln, was ihm jedoch nur selten gelingt, unterläßt jedoch weitere Befreiungsversuche und unterstützt im Gegenteil in gewissem Grade das Männchen. Auf diesem Stadium der Begattung sind (Fig. 154) die Tiere durch die Umschlingung der Antenne des Männchens um die weibliche Furca miteinander verbunden; das Männchen befindet sich somit in gerader Linie hinter dem Weibchen. In diesem ersten Stadium tritt auch meist die Spermatophore mit dem stumpfen, blind geschlossenen Ende zuerst aus der männlichen Geschlechtsöffnung, gleitet sodann weiter und nachdem das spitze, offene Ende der Spermatophore aus der Geschlechtsöffnung hinausgelangt ist, wird es sofort mit der Zange des linken rudimentären Fußes ergriffen, diese schließt sich und hält die Spermatophore geschlossen, so daß die Spermatozoen nicht nach außen geraten können. Jetzt folgt die zweite Begattungsphase. Durch kräftiges Vorwärtsschnellen sucht

das Männchen sich mit seinem Abdomen an den Hinterleib des Weibchens zu schwingen, um seinen Greifhaken des rechten rudimentären Fußes (5. Paar, der linke Fuß dieses Paares hält inzwischen die Spermatophore) von hinten her um die Ansatzstelle des weiblichen Abdomens zu legen. Immer aber hält das Männchen das Weibchen weiter mit der um die Furca herumgeschlungenen Antenne.



Fig. 154.

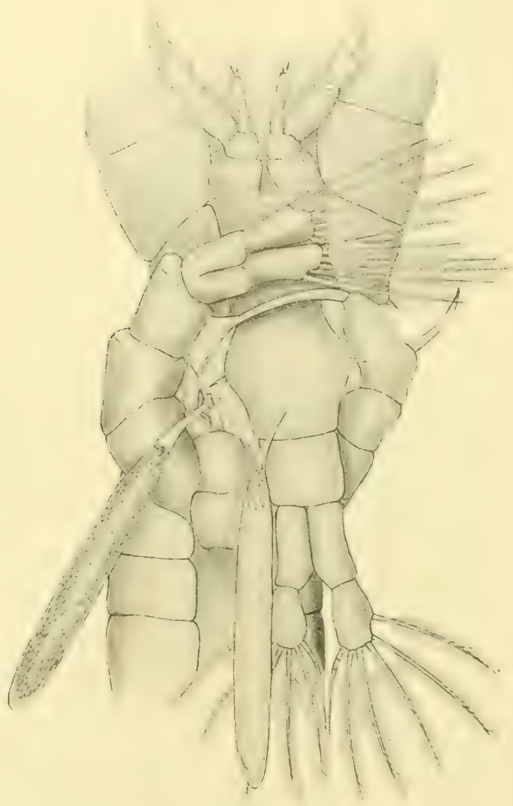


Fig. 155.

Fig. 154. Begattung von *Diaptomus gracilis*. Das Ergreifen des Weibchens. Nach E. Wolf (122).

Fig. 155. Begattung von *Diaptomus gracilis*. Das Anheften der Spermatophore. Nach E. Wolf (122).

Die dritte Begattungsphase stellt die aus der Arbeit von Wolf entnommene Fig. 155 dar, auf welcher diejenigen Teile der beiden Partner abgebildet sind, welche bei diesem Akte im Spiele sind. Wir sehen also an der Abbildung oben das weibliche, vom Männchen umfaßte Abdomen. Mit der Zange des linken Fußes hält das Männchen

noch immer die Spermatophore, und zwar so, daß ihre Oeffnung dem weiblichen Genitalsegment zugekehrt ist. Das Männchen fährt prüfend auf diesem Segment auf und ab, bis es die richtige Stelle findet, an welcher die Spermatophore sofort angeklebt wird. Die beiden Partner verbleiben noch eine Zeitlang in der Umschlingung weiter und schwimmen zusammen herum. Die am weiblichen Organismus angeklebte Spermatophore bleibt am Genitalporus längere Zeit haften, oft bis zur nächsten Kopulation, ja man findet manchmal an einem Weibchen mehrere Spermatophoren gleichzeitig.



Fig. 156. Kopulation bei *Cyclops fuscus*. Nach E. Wolf (122).

In jeder Spermatophore befindet sich eine geringe Menge von „Austreibestoff", welcher die Fähigkeit hat, sich im Wasser auszudehnen und auf diese Weise die Spermatozoen hinauszudrängen.

Der von Wolf geschilderte Verlauf der Begattung bei *Diaptomus gracilis* unterscheidet sich allerdings von dem bei anderen Arten in verschiedenen Details. So umklammert z. B. das Männchen das weibliche Individuum bei *Cyclops* nicht an der Furca, sondern an dem 4. weiblichen Schwimmfußpaar (Fig. 156). Die Spermatophoren werden ohne Zuhilfenahme irgendeines Gliedes angeklebt, indem das Männchen sich mit seiner kräftigen Antennenmuskulatur emporzieht, das umklammerte Schwimmfußpaar in die Höhe hebt und sein Geschlechtssegment in gleiche Höhe mit demjenigen des Weibchens bringt.

Auf die Beschreibung der Begattung bei anderen Arten kann ich hier unmöglich eingehen und verweise nur auf die Arbeit von Wolf.

β) Die **Kiemenfüßler (Branchiopoda)** pflanzen sich sowohl durch befruchtete als auch durch parthenogenetische Eier fort. Die ersteren werden als Wintereier, die letzteren als Sommer- oder Subitaneier bezeichnet. Hier interessiert uns diejenige Fortpflanzungsform, welcher die Befruchtung zugrunde liegt. Die Kiemenfüßler zeichnen sich durch innere Befruchtung aus, es muß also derselben der Begattungsprozeß vorangehen.

Sehr genaue Angaben über den Begattungsvorgang der Branchiopoden, besonders der Cladoceren, finden wir in der Arbeit von Weismann (118). Der genannte Autor hat bei einer Anzahl von Arten den Verlauf des Begattungsaktes nur aus der aufs gründlichste durchstudierten Organisation der Begattungsorgane erschlossen, bei anderen Species aber durch direkte Beobachtung festgestellt. Der

Verlauf der Begattung ist hier recht verschieden. Bei den Sidinen sind die Begattungsorgane paarig. So sehen bei *Daphnella* die männlichen Kopulationsorgane wie helle, dünnwandige Schläuche von bedeutender Dicke und Länge aus. Das männliche Begattungsorgan liegt etwas an der Seite des Tieres und die weibliche Geschlechtsöffnung ist ebenfalls etwas seitwärts verschoben. Die Begattung vollzieht sich bei diesen Tieren nach WEISMANN durch Aufeinanderpressen der beiderseitigen Geschlechtsöffnungen. Der Penis wird dabei von der ringförmigen Vulva wie von einem Saugnapf festgehalten. Hinsichtlich der Stellung, welche die Tiere bei dem Begattungsakt einnehmen, gibt WEISMANN an, daß das Männchen sich mit seinem Fußhaken an dem unteren Schalenrande des Weibchens festklammert, und nun während dieses den ganzen Rumpf nach abwärts beugt, die geschwellten Begattungsorgane an den Vulven anheftet.

Im Gegensatz zu *Daphnella* und *Moina*, bei denen der Samen in die weibliche Geschlechtswege entleert wird, ejakuliert das Männchen von *Daphnia* sein Sperma in die Bruthöhle, das ist in den zwischen dem Rücken des Tieres und der Schale eingeschlossenen Raum. Die Ejakulation in die Eileiter ist hier aus morphologischen Gründen unmöglich. Wir haben es hier also mit einer Art äußerer Befruchtung zu tun, doch geht derselben eine Kopulation voraus.

Der Begattungsvorgang wird durch Anklammern des Männchens und gemeinsames Umherschwimmen eingeleitet. Nach WEISMANN greifen die begattungslustigen Männchen ungefähr jedes Weibchen an, kopulieren jedoch mit trächtigen Weibchen nicht und lassen diese bald wieder los; vielmehr findet die Kopulation nur mit einem solchen Weibchen statt, welches ein befruchtungsbedürftiges Ei im Ovarium trägt. Wenn Männchen mit einem Weibchen mit Embryonen in der Bruthöhle zusammengebracht werden, so warten sie die Geburt der Jungen ab und erst dann beginnt die Begattung. Manchmal klammern sich dabei zwei Männchen an die Bauchseite des Weibchens, das Sperma wird in die Bruthöhle entleert und der Austritt der Eier folgt hier unmittelbar auf den Begattungsakt. Die Begattung kann bei diesen Tieren nur dann stattfinden, wenn die Bauchseiten und die Köpfe beider Tiere einander zugekehrt sind. Während der Ejakulation muß das männliche Postabdomen lang ausgestreckt sein.

Auch bei den Lynceinen findet die Spermaejakulation in den Brutraum statt, wobei das männliche Postabdomen tief in denselben eingeführt ist.

γ) **Muschelkrebse (Ostracoda)** entwickeln sich auf geschlechtlichem Wege hauptsächlich aus befruchtungsbedürftigen Eiern. Zwar vermutete G. W. MÜLLER (81) bei ihnen auch das Vorkommen der Parthenogenese, doch ist es ihm nicht gelungen, einen positiven Beweis dafür zu erbringen. R. WOLTERECK (123) hat bei den Cypriden verschiedene Formen der Parthenogenese nachgewiesen.

Die Muschelkrebse sind getrennten Geschlechtes. In dem männlichen Geschlechtsapparat ist die Länge des Vas deferens sehr auffallend. Dieses zeichnet sich auch dadurch aus, daß sein Epithel ein Sekret liefert, welches das Lumen dieses Kanals besonders in seiner oberen Partie ausfüllt, in der unteren Hälfte in einzelne stark lichtbrechende Tropfen zerfällt (G. W. MÜLLER). Wir werden bald sehen, daß dieses Sekret zum Aufbau der Spermatophoren verwendet wird. Der weibliche Geschlechtsapparat besteht bei den Ostracoden

aus dem Ovarium, Eileiter und Receptaculum seminis, welches durch den sogenannten Begattungskanal nach außen mündet.

Bei dem Begattungsvorgang der Ostracoden werden die Spermatozoen in Spermatophoren organisiert; dieser Prozeß weicht hier jedoch von dem bei allen anderen Tiergruppen beobachteten wesentlich ab. G. W. Müller ist bei seinen Untersuchungen über die Ostracoden die bedeutende Größe der Spermatophoren aufgefallen, welche unmöglich die Begattungskanäle passieren können. Fig. 157 stellt das Bild einer solchen Spermatophore in dem Halsteil des Receptaculum seminis dar. Sie besteht aus einer Kugel mit halsartigem Ansatz, der sich in einen mehr oder weniger langen Schwanz auszieht. In der Kugel befindet sich eine gefüllte Blase mit Sperma und von dieser führt ein Kanal bis zur Spitze des Schwanzes.



Fig. 157. Halsteil des Receptaculum seminis mit Spermatophore von der Ostracode *Bairdia obscura*. Nach G. W. Müller (81).

In Anbetracht der viel zu großen Dimensionen der Spermatophoren, als daß sie den Begattungskanal passieren könnten, erhebt sich die Frage, wie und wo diese Spermatophoren entstehen. Bekanntlich werden sie gewöhnlich im männlichen Geschlechtsapparat ausgebildet. Hier kann es kaum der Fall sein. G. W. Müller (81) gibt eine sehr überzeugende Beschreibung dieses interessantes Vorganges. Nach seiner Darstellung dringt das lange dünne Begattungsrohr beim Coitus durch den weiblichen Begattungskanal bis in das Receptaculum seminis und von da weiter in den Ausführungsgang desselben vor, welcher das Receptaculum mit dem Eileiter verbindet. In der Samenblase wird die Hauptmasse des Sekretes, welches das Epithel des Begattungsrohres, resp. des Vas deferens liefert, entleert und dieses Sekret gelangt auch in den Anfangsteil des Ausführungsganges. Sodann zieht sich das Begattungsrohr teilweise zurück und jetzt erfolgt die Injektion des Spermas in das Innere des Sekrettropfens, wodurch der Sekrettropfen stark aufgetrieben wird, so daß er manchmal eine dünnwandige Blase bildet. Nun zieht sich das Begattungsrohr aus der Spermatophore vollkommen zurück und das Sekret des Vas deferens erhärtet zu der Hülle der Spermatophore. Dort wo das Sekret in den Anfangsteil des Eileiters vorgedrungen ist, bildet sich ein Ausführgang der Spermatophore.

Wir sehen aus der obigen Beschreibung, worin hier der Hauptunterschied zwischen der Spermatophorenbildung und dem analogen Prozeß bei anderen Tieren besteht: der ganze Vorgang vollzieht sich nicht wie gewöhnlich im männlichen Geschlechtskanal, sondern erst im weiblichen Receptaculum seminis. Es drängt sich also die Frage auf, welche physiologische Bedeutung diesem Prozeß für die Zeugung

zukommt. Diese Frage ist besonders deshalb berechtigt, weil die Spermatophoren bekanntlich meistens dazu dienen, einen Verlust an Sperma bei der Uebertragung desselben beim Begattungsakte zu verhindern. Wozu dient also die Spermatophore nach der Uebertragung desselben in den weiblichen Genitalapparat? MÜLLER erklärt die Bedeutung der Spermatophore folgendermaßen: „Unzweifelhaft soll sie hier die Spermatozoen zum Eintritt in den richtigen Ausführungsgang zwingen und sie am Austritt durch den Zuleitungskanal verhindern.“

δ) Die **Rankenfüßler (Cirripedia)** bilden im Stamme der Crustaceen eine Ordnuug, in welcher eine große Mannigfaltigkeit in der Organisation der Geschlechtsapparate und in dem Zeugungsmodus herrscht.

1) In seltenen Fällen kommt bei den Cirripedien der Gonochorismus vor, und zwar kann als Vertreter dieser Gruppe *Alcippe* angeführt werden. Bei diesem Tiere waren längere Zeit eigentlich nur Weibchen näher bekannt. Erst DARWIN hat in dem dorsalen hinteren Teil des Mantels, welcher als Diskus bezeichnet wird, einige kleine „Epizoa“ entdeckt, die er als Männchen erkannte. Die gründliche Erforschung der Struktur der Männchen verdanken wir der Arbeit von W. BERNDT (5). Wir haben hier mit einem der Extreme des sexuellen Dimorphismus zu tun. Auf die Morphologie der Tiere gehe ich selbstverständlich nicht ein, verweise in dieser Hinsicht auf die Arbeit von BERNDT (5). Nur einige Bemerkungen über die Struktur der Genitalorgane müssen angegeben werden. Der weibliche Geschlechtsapparat besteht aus dem im Diskus (Mantelteil) gelegenen Ovarium und den zu einer Begattungstasche (M. NUSSBAUM) erweiterten Ovidukten. Diese mündet nach außen mit einer länglichen, etwas schräg gestellten Spalte, welche die äußere Genitalöffnung bildend, etwas ventralwärts und unterhalb der ventralen Einknickungsstelle des Thorax liegt.

Die Männchen, welche bedeutend kleiner und ganz primitiv organisiert sind, zeichnen sich durch den Mangel jeglicher Organe zur Stoffaufnahme aus. Sie sind in den Mantel des Weibchens eingebohrt. Ihre Lebensdauer ist sehr kurz, BERNDT hat festgestellt, daß neben gewöhnlich drei bis vier an jeder Seite des Weibchens angehefteten lebenden Zwergmännchen die Haftantennen derjenigen Individuen, welche innerhalb derselben Häutungsperiode dem Weibchen angesessen haben müssen, sich nachweisen lassen. In der ganzen Organisation solcher Männchen dominiert der Geschlechtsapparat. Fig. 158 stellt ein solches Männchen dar. Am Grunde des sogenannten Pedunculus liegt der kugelförmige Hoden (*h*). Das Vas deferens, welches mit einer keulenartigen Samenblase (Fig. 158*vs*) beginnt, mündet in den proximalen Teil des Penis. Dieses Organ ist meist stark aufgerollt, und seine Länge beträgt nach der Angabe von BERNDT das $3^1/_2$-fache der ganzen Körperlänge. Der aufgerollte Penis liegt in einem besonderen Hohlraum, welcher einen beträchtlichen Teil des männlichen Organismus einnimmt und in einen offenen Kanal, die sogenannte Penisscheide, ausläuft. Durch diese tubenartige Penisscheide kann der Penis beim Begattungsakt ausgeführt werden.

Der Vorgang der Begattung selbst ist bisher meines Wissens nicht direkt beobachtet worden. Nach den Beschreibungen der Organisation des Genitalapparates scheint mir jedoch keinem Zweifel

zu unterliegen, daß beim Begattungsakte der lange ausstülpbare Penis durch die weibliche Geschlechtsöffnung in die Begattungstasche des Weibchens eingeführt wird und hier das Sperma injiziert. Da die Eier aus dem Ovarium in die Begattungstasche durch den Ovidukt gelangen, so kann auch hier Befruchtung zustande kommen.

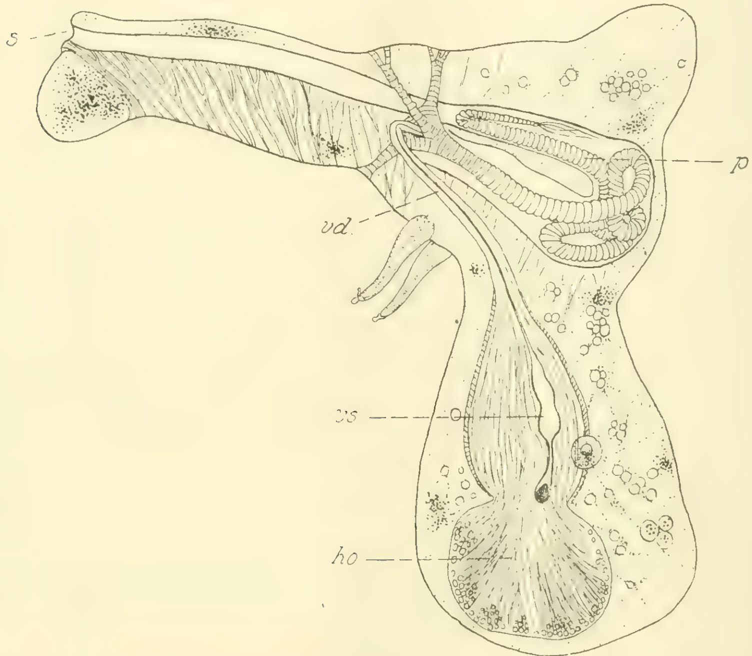


Fig. 158. Das geschlechtsreife Zwergmännchen von *Alcippe lampas*. *ho* Hoden, *p* Penis, *s* Spalte, die in die Penisscheide führt, *vd* Vas deferens, *vs* Vesicula seminalis. Nach Berndt (5).

2) Getrenntes Geschlecht kommt bei den Rankenfüßlern sonst selten vor, die häufigste Form der Organisation des Genitalapparates bildet vielmehr der Hermaphroditismus. Die Zwitterigkeit bei den Arten dieser Ordnung nimmt recht interessante Formen an. Bei einem Teil der Cirripedien sind die Geschlechtsorgane derart gestaltet, daß Selbstbefruchtung stattfinden kann, jedoch so, daß unter Umständen das Zusammenwirken zweier Individuen nicht ausgeschlossen ist. Die hermaphroditischen Individuen besitzen also sowohl männliche als auch weibliche Organe. Die Hoden der Zwitter liegen als verästelte Drüsenschläuche in der Nachbarschaft des Darmes. Die Samenleiter münden in den cirrusförmigen Penis. Die Ovarien liegen entweder in der Leibeshöhle oder bei anderen Formen in der Verlängerung des Kopfes, welche als Stiel bezeichnet wird. Die weiblichen Geschlechtselemente sammeln sich im Raume zwischen dem Mantel des Körpers und dem Leibe selbst.

Der Akt der Selbstbegattung wurde zwar durch direkte Beobachtung nicht nachgewiesen, nach der Organisation des Geschlechtsapparates aber zu urteilen, könnte er darauf beruhen, daß der lange

Penis in den Raum zwischen dem Mantel und Leib eindringt und hier den Samen ergießt. Daß jedoch die Hermaphroditen sich gegenseitig besamen können, scheint auch aus der Beobachtung Fr. Müllers an lebenden Exemplaren des brasilianischen *Balanus armatus* hervorzugehen. Er sah, wie bei einem Tiere die sehr verlängerte Rute, weit aus dem Mantel hervorgestreckt, tastend nach verschiedenen Richtungen umherfuhr und bei Annäherungen eines anderen Exemplars zwischen die Cirren des Nachbars eingeschoben, von diesen jedoch stets erfaßt und weggeschleudert wurde. Bei genauerer Untersuchung konnte man sich immer überzeugen, daß die Rute mit Sperma strotzend gefüllt war.

3) Der Hermaphroditismus der Cirripedien zeichnet sich noch dadurch aus, daß bei gewissen Arten dieser Ordnung neben zwitterigen Individuen noch Männchen vorkommen, und zwar sind es die sogenannten Pygmäen oder Zwergmännchen. Ich verzichte auf die Beschreibung der morphologischen Struktur derselben und verweise in dieser Hinsicht auf die Handbücher der Zoologie; ich möchte hier nur bemerken, daß diese Zwergmännchen entweder die hermaphroditischen Weibchen befruchten können oder ihre sexuelle Potenz vollständig eingebüßt haben. Zu der ersteren Gruppe gehören z. B. *Ibla* und *Scalpellum*, zu der letzteren, in der die Männchen sich an der Produktion der Nachkommenschaft nicht mehr zu beteiligen vermögen, gehört die Unterordnung der Cirripedien: die Rhizocephalen. Diese Tiergruppe wurde neuerdings gründlich von G. Smith (108) untersucht. Die Wurzelkrebse leben bekanntlich parasitisch an decapoden Krebsen. In geschlechtlicher Hinsicht unterscheiden sie sich von den übrigen Hermaphroditen dadurch, daß bei ihnen die Kreuzbefruchtung absolut nicht vorkommt, daß sie also einzig und allein auf Selbstbefruchtung angewiesen sind. Sie haben keine Organe, welche zur Begattung dienen könnten. Die Selbstbefruchtung vollzieht sich in der Mantelhöhle, in welche die Eier aus den Ovidukten, die Spermatozoen aus den Samenleitern direkt gelangen. Die Ergänzungsmännchen, welche, wie oben erwähnt, bei anderen Rankenfüßlern nachgewiesen wurden, kommen bei Rhizocephalen nach Delage ebenfalls vor. Smith hat jedoch nachgewiesen, daß die als Zwergmännchen gedeuteten Gebilde Embryonen im Cyprisstadium sind, daß sie nie zur Geschlechtsreife gelangen und einer vorzeitigen Degeneration anheimfallen.

Bei den Wurzelkrebsen haben wir diesen Fall kennen gelernt, welcher mit der früher bei Nematoden von Maupas (75) beschriebenen Erscheinung in sexueller Hinsicht gewissermaßen analog ist (vergl. p. 695), denn auch hier kommen neben hermaphroditischen Individuen geschlechtlich funktionslose abortive Männchen vor.

Der Hermaphroditismus bei den Cirripedien und die Fähigkeit, durch Selbstbefruchtung die Nachkommenschaft zu erzeugen, hat sich nach der Angabe der Autoren als Ausdruck der Anpassung an das sessile resp. parasitische (Rhizocephala) Leben dieser Tiere entfaltet.

ε) Die **Flohkrebse** (**Amphipoden**) sind getrennten Geschlechtes, die Geschlechtsorgane zeigen bei beiden Geschlechtern eine große Uebereinstimmung in der Gesamtanlage, nur ist die Mündungsstelle anders lokalisiert: beim Männchen findet sie sich an dem siebenten, beim Weibchen an dem fünften Mittelleibring.

Im Bau des männlichen Geschlechtsapparates lassen sich drei aufeinanderfolgende Bestandteile unterscheiden: der Hoden, welcher an der vorderen Seite liegt, die Vesicula seminalis, ein zur Aufbewahrung des fertigen Spermas dienender Behälter, und ein Ausführungsgang (Vas deferens). Die beiden Vasa deferentia konvergieren in ihren Endabschnitten und stülpen bei der Ausmündung im Integument dieses letztere zu zwei kleinen Höckern aus.

Der weibliche Geschlechtsapparat besteht aus dem Ovarium und dem Ovidukt, welcher verhältnismäßig lang und deshalb mit einem bindegewebigen Suspensorium fixiert ist.

Die weibliche Geschlechtsöffnung mündet an der Innenseite der dem fünften Beinpaar angehörenden Brutlamellen, welche bei den Amphipoden eine unter den Mittelleibsringen liegende Bruttasche, Marsupium, darstellen [1]).

Den Begattungsprozeß selbst untersuchte A. della Valle (114) bei den Gammariden gründlich. Die Kopulation findet statt, gleich nachdem die Jungen, die das Weibchen in der Bruttasche herumgetragen hatte, geboren worden sind. Das Männchen ergreift dabei das Weibchen und dreht es mit der Ventralfläche seines Körpers aufwärts um, wendet dann seine eigene Ventralfläche gegen die des Weibchens und die Tiere verbleiben jetzt in dieser etwas gekreuzten Stellung (Fig. 159) durch die ganze Zeit des Begattungsaktes. Das Männchen nähert nun seine am 7. Leibring liegende Genitalpapille, an der die Vasa deferentia münden, den Oviduktöffnungen des Weibchens, welche sich am 5. Ringe öffnen. Haben nun die Tiere eine solche Stellung eingenommen, daß ihre Geschlechtsöffnungen sich berühren, so bleibt das Paar einige Zeitlang unbewegt und darauf erfolgt die Ejakulation des Spermas, welche im ganzen ungefähr 10 Sekunden dauert und sich wie es scheint in drei oder vier Kontraktionen vollzieht. Während dieser Zeit halten die Tiere ihre Schwänze und Abdomina stark gestreckt und die Emission des Spermas wird von einem eigentümlichen Zittern des Körpers begleitet.

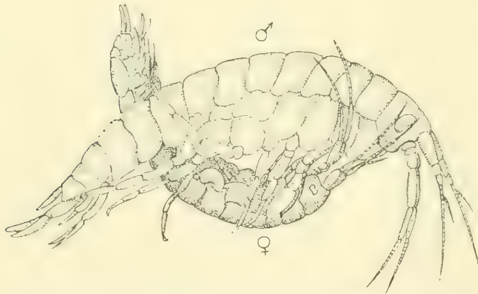


Fig. 159. Begattung von *Gammarus*. Nach della Valle (114).

A. della Valle hat weiter beim Studium des Begattungsvorganges festgestellt, daß das ejakulierte Sperma ins Lumen der Eileiter nicht eindringt, sondern sich außerhalb der eigentlichen Geschlechtswege des Weibchens ansammelt, und zwar im Brutraum. Das Weibchen bleibt nach dem Coitus längere Zeit bewegungslos liegen und etwa eine halbe Stunde nach vollzogener Kopulation der Tiere beginnt die Geburt der Eier, welche ebenfalls in das Marsupium wandern. Hier in der Bruttasche erfolgt also auch der Befruchtungsvorgang der Eier. Sie werden bald nach der Befruchtung vom Chorion um-

1) Näheres über den Bau des Genitalapparates siehe in Ortmanns (83, p. 394) und della Valles (158) Monographien nach.

geben; gleichzeitig mit dem Befruchtungsvorgang, resp. bald nach der Geburt der Eier scheiden die Ovidukte eine gelatinöse Substanz aus, welche die Eier in dem Brutraum in zwei, den zwei Oviduktorificien entsprechende Gruppen verbindet.

Interessant ist die Angabe von S. J. HOLMES (49), nach welcher die Augen und Antennen dem Männchen von *Amphithoë*, *Hyalella* und *Gammarus* zur Erkennung des Weibchens nicht genügen, sondern das Weibchen an dem passiven Verhalten beim Angriff erkannt werden soll. Wenn etwa das begattungslustige Männchen ein anderes Männchen trifft, das infolge einer Verstümmelung zum Widerstand unfähig ist, so wird es von dem normalen Männchen ebenfalls ergriffen und wie ein kopulationsfähiges Weibchen umhergetragen.

ζ) Die **Asseln** (**Isopoda**) sind getrennten Geschlechtes mit Ausnahme der Cymotoideen, welche Zwitter sind. Bei den Isopoden ist der Geschlechtsdimorphismus in extremstem Grade ausgeprägt.

Die paarigen Eierstöcke münden an der Innenseite des V. Brustfußes des Weibchens. Beim Männchen sind die Hoden gewöhnlich schlauchförmig, oder stellen sich als eine ovale Anschwellung des Vas deferens dar. Die Samenleiter münden entweder getrennt aus, oder sie vereinigen sich in der Medianlinie des Körpers zu einer gemeinsamen Penisröhre. Die Ausmündungsstelle findet sich auf der Grenze zwischen dem siebenten Mittelleib und dem ersten Postabdominalsegment. Die Anhänge der vorderen Abdominalfüße, welche stilettförmig sind, sind zu akzessorischen Kopulationsorganen umgewandelt. Sie können als akzessorische Ruten bezeichnet werden.

Nach ORTMANN (83) soll die Begattung mit Hilfe dieser Anhänge von *Pedes spurii* verlaufen. Ihre Verwendung bei der Begattung besteht offenbar darin, daß, während sie selbst den Kontakt mit den weiblichen Vulvae vermitteln, ihnen das Sperma erst durch den vorwiegend als Ductus ejaculatorius fungierenden unpaaren Penis resp. durch die Papillen übertragen wird. Um dasselbe an den Ort seiner Bestimmung zu leiten, wird eine Veränderung ihrer Richtung nach vorn unerläßlich sein.

P. MAYER (75a) hat nachgewiesen, daß in einer Isopodengruppe, und zwar bei den Cymothoideen Hermaphroditismus vorkommt. Auch die Epicariden sind Zwitter (A. GIARD).

GIARD (38d) hat festgestellt, daß die hermaphroditischen Epicariden in der Produktion der Geschlechtselemente ihre Eigentümlichkeiten im Laufe des Lebens ändern[1]. In der ersten Jugend fungieren sie als Männchen, sodann werden sie zwitterig und in noch späterem Alter fungieren dieselben Individuen nur als Weibchen. Es ist sehr interessant, daß bei den späteren Häutungen auch die Begattungsglieder abgeworfen werden. Selbstbefruchtung soll auch bei den zwitterigen Individuen nicht stattfinden. Die Begattung kann sich zwischen den jüngeren (die als Männchen fungieren) und älteren vollziehen. ORTMANN (83) vermutet, daß die jüngeren Individuen, welchen noch eine ausgiebige Schwimmfähigkeit zukommt, sich älteren und bereits seßhaft gewordenen Exemplaren zugesellen, möglicherweise selbst unter die Brutlamellen dieser hineinschlüpfen, um ihnen auf diese Art ihre Spermatophoren zu applizieren, während diese

1) Die Geschlechtsverhältnisse sind hier denjenigen von *Myzostoma* (vergl. p. 652 und 653) ähnlich.

selben Individuen in einer späteren Lebensperiode auch ihrerseits eine Befruchtung an sich vollziehen lassen.

η) Die **zehnfüßigen Krebse** (**Decapoda**) sind alle getrennten Geschlechtes.

Bei diesen Tieren sind in der Regel die Geschlechtsdrüsen in der Brustgegend lokalisiert. Die Drüsen, sowohl die Hoden als auch die Eierstöcke, sind zwar paarig, jedoch die beiden Drüsen durch einen unpaaren Abschnitt miteinander verbunden. Die Hoden münden durch meist gewundene Samenleiter an der Unter- bezw. der Innenseite des Hüftgliedes des 5. Beinpaares. Die Geschlechtsöffnungen sind besonders bei größeren Arten (wie *Homarus, Nephros, Astacus* usw.) durch einen deckelartigen Vorsprung ausgezeichnet. Die den Geschlechtsöffnungen am nächsten liegenden Hinterleibsgliedmaßen (Pleopoden) fungieren als männliche Kopulationsorgane. Oft dienen zwei Paare Gliedmaßen als Kopulationsapparat und sind dabei entsprechend modifiziert. Bei einer Anzahl der Decapodenarten gelangen die Kopulationsorgane, Pleopoden, überhaupt nicht zur Entwicklung (*Eucyphidea, Loricata, Parastacidae* u. a.) bei anderen erfahren sie verschiedene Reduktionen oder Modifikationen.

Die weiblichen Geschlechtsdrüsen sind mit den Ovidukten verbunden, welche stets bei demjenigen Segment münden, welches dem 3. Beinpaare entspricht. Die Mündungen der Eileiter bezeichnet man als Vulvae.

In der bisherigen Literatur finden wir Angaben über den Begattungsakt, und zwar sowohl bei den mit männlichen Kopulationsorganen versehenen Decapoden, als auch bei denjenigen Arten, bei denen die Kopulationsapparate fehlen. Nach Costes (23) Beobachtungen an *Leander serratus* vollzieht sich die Kopulation der Tiere nach der Häutung des Weibchens. Das Männchen klammert sich an dem Rücken des Weibchens fest und beide Partner schwimmen einige Zeit herum. Sobald das Weibchen im Schwimmen innehält, gleitet das Männchen sofort von der rechten Seite her unter den Bauch des Weibchens, setzt in die Gegend der Geschlechtsmündung zwei Spermatophoren ab und kriecht sodann wieder auf den Rücken des Weibchens hinauf. Nach Coste kann das Weibchen nur bald nach der Häutung kopulieren, bevor das Hautskelett erhärtet. Die in der Nähe der Vulven angeklebten Spermatophoren gelangen sodann in die den Ovidukten anhängenden paarigen Taschen und erweichen hier binnen ca. 2 Wochen, um später in flüssiger Form in den Ovidukten emporzusteigen. Diese Beobachtungen hat Coste (23) an *Cancer pagurus, Maja squinado, Xantho flavidus* u. a. gemacht. Nach der Angabe von Miss Rathbun, welche den Begattungsprozeß bei *Callinectes sapidus* schildert, reicht eine einzige Begattung für das ganze Leben des Weibchens aus.

Die Begattung beim *Astacus* wurde von Chantrom geschildert. Das Männchen soll das Weibchen mit seiner großen Schere erfassen, auf den Rücken werfen und dann den Inhalt seiner Vasa deferentia, und zwar sowohl das Sperma als die Kittmasse auf die Schwanzfächer ergießen, dann soll das Männchen seine Vasa deferentia zum zweiten Mal auf das unter sein Abdomen heruntergezogene Weibchen entleeren, wobei sich das Sperma in die Umgebung der Geschlechtsöffnung ergießt.

G. Brandes (10) hat die Begattung bei der Macrure *Galathea strigosa* beobachtet. Er beschreibt diesen Vorgang folgendermaßen:

1) Näheres darüber vgl. bei Ortmann (83) im Kapitel über Reproduktionsorgane, besonders p. 1058 ff.

„Das größere Männchen lag auf dem Rücken und hatte mit der linken Schere die linke Scherenhand des Weibchens gefaßt und hielt das Weibchen genau über sich. Als Hilfsorgan funktionierte hierbei das nächste Fußpaar, mit dem der vordere Teil des weiblichen Tieres in der Höhe der Augen umarmt wurde. Die Schwanzfächer, die für gewöhnlich ganz an die Bauchseite niedergelegt sind, standen senkrecht zur Längsachse und waren gegeneinander in fortwährender Bewegung. Die eigentliche Tätigkeit des Männchens bestand nun darin, daß es mit dem 5. Beinpaar, den sogenannten Putzpfoten, unaufhörlich Spermatophoren aus den Löffeln, den beiden ersten Abdominalfußpaaren entnahm und sie in der Nähe der weiblichen Geschlechtsöffnung anklebte." Die Untersuchung des Weibchens nach Beendigung des Begattungsaktes ergab, daß das Weibchen eine beträchtliche Menge von Spermatophoren besonders in der näheren Umgebung der Geschlechtsöffnung und an den Abdominalfüßen aufwies.

Sehr interessant ist auch die Beobachtung von Brandes (10) über die Begattung des Krebses *Eupagurus Prideauxii.* In dem Vorbereitungsstadium zur Kopulation hält das Männchen mit der linken Schere stets das Tarsalglied des rechten zweiten Fußes des Weibchens. Die rechte Schere dient inzwischen dem Männchen zur Fortbewegung eventuell auch zum Vertreiben eines in die Nähe kommenden anderen Männchens. Während der Begattung klebte das Männchen die Spermatophoren nie an das Weibchen selbst an, sondern nur stets an die Innenwand des Schneckenhauses, in welchem diese Krebse sich einsiedeln.

Was die Frage anbelangt, auf welche Weise die Spermatozoen mit den Eiern in direkte Berührung kommen, so verhält sich dies verschieden, je nachdem die Männchen einen Penis besitzen oder der eigentlichen Begattungsorgane entbehren, und je nachdem die Weibchen ein Receptaculum seminis besitzen oder nicht (G. Cano, 17; G. Brandes, 10). Ist nun bei den Männchen das Begattungsorgan und bei den Weibchen das Receptaculum seminis vorhanden, so findet die innere Befruchtung statt, in allen übrigen Fällen die äußere, und zwar an einer Stelle in der Nähe der weiblichen Genitalmündung, wo sie nach G. Cano durch die sogenannte „Zementdrüse" lokalisiert ist. Die Bedeutung der Zementdrüse des Weibchens besteht nach G. Cano in der Ausscheidung eines Sekretes, welches ein Zerreißen der Spermatophoren bewirkt, die in denselben eingeschlossenen Samenfäden befreit und ein Vehikulum für die Spermatozoen bilden, so daß sie zu den Eiern gelangen können.

In neuerer Zeit hat Andrews (1) Beobachtungen der Begattung an *Cambarus affinis* veröffentlicht. Der genannte Autor gibt an, daß das Männchen erst dann das weibliche Geschlecht des anderen Individuums erkennt, nachdem es das andere Tier erfaßt hat. Wenn die Männchen mit anderen Exemplaren derselben Species zusammengebracht werden, ergreifen sie ein Individuum nach dem anderen und erkennen das andere Geschlecht erst an der Reaktion. Sodann beginnt die Begattung. Andrews unterscheidet dabei eine ganze Reihe von Erscheinungen. Der Prozeß läßt sich kurz folgendermaßen charakterisieren: Nachdem das Männchen das erfaßte Individuum als Weibchen erkannt hat, wird dieses umgedreht und auf den Rücken gelegt. Fig. 160 zeigt die in Kopulation begriffenen Tiere. Das Weibchen liegt auf dem Rücken ausgestreckt, nur ist der Schwanz

stark eingerollt. Das Männchen, welches sich über das Weibchen legt, hält es mit den Scheren fest und umfaßt auch mit dem Schwanze den hinteren Teil des weiblichen Körpers (Fig. 160). Sodann erfolgt die Erektion der sogenannten „Stilette“. Als solche werden zwei Paare der rudimentären entsprechend umgewandelten, kalzifizierten Extremitäten bezeichnet, welche beim Uebertragen der Spermatophoren tätig sind. Diese Stilette werden jetzt unter einem Winkel von 45° gestellt und sodann nähert das Männchen seine Bauchfläche der des

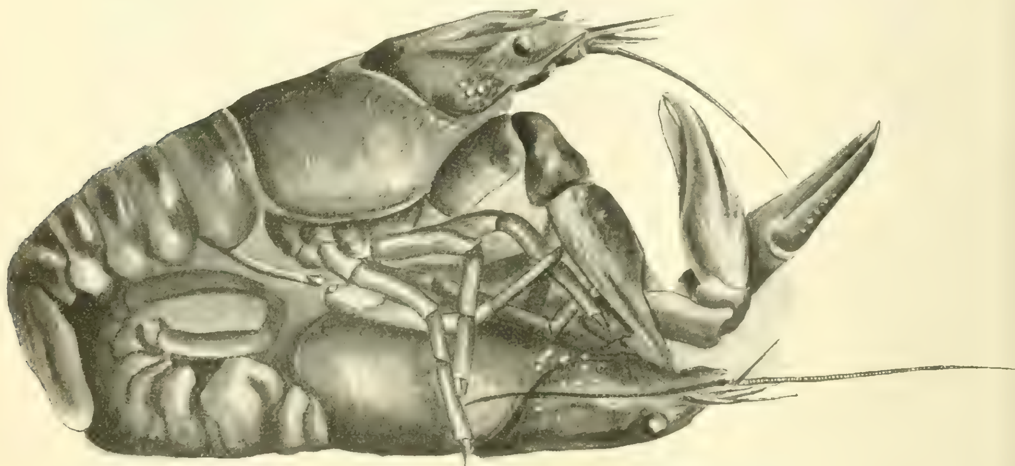


Fig. 160. Begattung von *Cambarus affinis*. Nach ANDREWS[1]) (1).

Weibchens und wenn diese einander schon sehr nahe gebracht worden sind, erfolgt das Anangeln des Weibchens mit kleinen Widerhaken, die sich an einem Extremitätenpaar des Männchens finden (Fig. 161 *W*). Diese Widerhaken werden in die Gelenkhöhlen der weib-



Fig. 161. Die Extremitäten von *Cambarus affinis* mit Widerhaken (*W*) zum Anangeln des Weibchens. Nach ANDREWS (1).

lichen Extremitäten (vgl. Fig. 162) eingeführt und auf diese Weise wird das Weibchen an das Männchen fest fixiert. Die Stilette werden jetzt in die ringförmige Genitalöffnung des weiblichen Körpers einge-

1) Diese Abbildung ist nach der von ANDREWS in seiner Arbeit wiedergegebenen Photographie gemacht. Da die Tiere im Wasser photographiert wurden, ist die Photographie nicht besonders scharf ausgefallen, sodaß selbstverständlich auch in unserer Reproduktion besonders die Lage der Beine nicht ganz getreu wiedergegeben werden konnte.

ührt und mit ihrer Hilfe wird die Spermatophore in die weiblichen Geschlechtswege gebracht. Es ist zu beachten, daß die Begattung sich unter dem Wasser vollzieht, und da das Wasser auf die Spermatophoren schädlich wirkt, so müssen also die Spermatophoren in die Spermareceptakel so eingeführt werden, daß sie mit dem Wasser nicht in Berührung kommen. Die anderen Phasen der Begattung wie die der Palpation, Befreiung des Weibchens, Auseinandergehens von Tieren usw. haben für uns geringe Bedeutung.

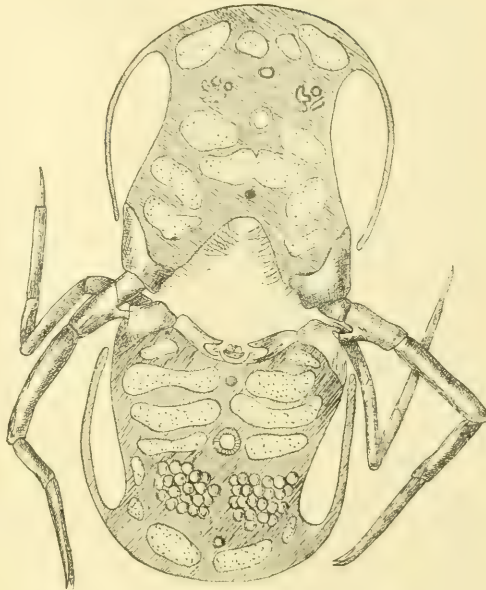


Fig. 162. Querschnitt durch ein kopulierendes Paar von *Cambarus*. Nach ANDREWS (1).

Die Experimente von ANDREWS mit Amputation der Stilette ergaben, daß die Begattung in diesem Zustande zwar beginnt, daß jedoch eine erfolgreiche Begattung, also Einführen der Spermatophoren in Receptacula seminis unmöglich ist.

Tracheaten.

α) Die Myriopoden.

bilden eine Gruppe der Tracheaten, welche sich durch getrenntes Geschlecht und paarige Geschlechtsdrüsen auszeichnen. Die paarigen Ausführgänge liegen hinter dem zweiten Beinpaare und münden am dritten Körpersegment. Ein Beinpaar des siebenten Körpersegmentes, zuweilen auch 1—3 benachbarte Paare sind beim männlichen Individuum zu Kopulationsfüßen umgewandelt.

Der Begattungsprozeß wurde von LATZEL (67) bei Diplopoden, Tausendfüßlern auf Grund eigener Beobachtungen folgendermaßen beschrieben: „Das mit Geschlechtsprodukten erfüllte, also brünstige Männchen krümmt vor jeder Begattung den Vorderleib wiederholt in der Weise, daß die Kopulationsfüße die Geschlechtsöffnungen vor dem dritten Segment berühren und reizen und das hierdurch ausfließende Sperma aufnehmen. Alsdann begibt sich das Männchen auf die Suche nach einem Weibchen. Ist dies gefunden, so ergreift das Männchen das Weibchen mit seinem Munde am Nacken, während das Weibchen den Hals des Männchens erfaßt, worauf beide Tiere Bauch gegen Bauch gelagert sich mit den Füßen umklammern, oft auch mit der hinteren Körperhälfte umschlingen. Hierbei kommt das siebente oder Kopulationssegment des Männchens gegenüber den Genitalorganen des Weibchens zu liegen und werden die männlichen, mit Sperma erfüllten Kopulationsfüße in die Vulven des Weibchens eingeführt.

Diese Vereinigung dauert kürzere oder längere Zeit, wonach sich derselbe Vorgang zwischen diesen Individuen und anderen wiederholt. Daß ein wirkliches Einführen der männlichen Kopulationsfüße in die weiblichen Vulven stattfindet, habe ich selbst bei Polydesmiden und Iuliden wiederholt beobachtet. Ja, bei *Polydesmus* tritt nicht selten der Fall ein, daß die vereinigten Tiere selbst im Tode nicht voneinander lassen und bei gewaltsamem Trennen derselben die Kopulationsfüße des Männchens abreißen und in den Vulven stecken bleiben." (Latzel, 67, p. 48.)

In ähnlicher Weise ist auch der Begattungsakt der Diplopoden schon früher von Fabre (Ann. d. sc. nat. 4. Ser. Zool. III. 1855) geschildert worden. Aus seinen Beobachtungen geht auch hervor, daß in Dunkelheit gehaltene Tiere miteinander erst dann kopulieren, wenn Licht in das Gefäß eindringt. Nach kurzer Zeit kann dann eine große Anzahl von Paaren beobachtet werden, die am Boden des Gefäßes liegen und sich begatten. Fabre hat ein und dasselbe Männchen längere Zeit beobachtet und konstatiert, daß es, nachdem es sein erstes Weibchen verließ, um ein anderes zu suchen, seine Kopulationsfüße wiederum mit Sperma belädt. Zu diesem Zwecke hebt es die vordere Partie des Körpers auf, krümmt dieselbe S-förmig und nähert das zweite Segment dem siebenten d. h. bringt seine Geschlechtsöffnungen mit dem Kopulationsapparate in Berührung.

β) Insekten (Hexapoda).

Die Insekten sind stets getrenntgeschlechtlich. Die Geschlechtsdrüsen sind aus mehreren Ei- resp. Samenröhrchen zusammengesetzt. Ovarien und Hoden sind paarig und liegen in abdominalen Körpersegmenten. Die Ei- resp. Samenleiter sind ebenfalls paarig. Die Mündungen dieser Kanäle sind bei den meisten Insekten gemeinschaftlich, bei manchen Gruppen (Ephemeriden, Apterygoten) getrennt. Bei Insektenformen mit einer gemeinschaftlichen Geschlechtsöffnung sind die Kanäle in ihren distalen Abschnitten zu einem Kanal vereinigt, welcher beim Männchen als Ductus ejaculatorius beim Weibchen als Vagina bezeichnet wird. Mit den Ausführgängen des Geschlechtsapparates stehen noch die akzessorischen Organe im Zusammenhang.

Beim Männchen ist der untere Teil des Samenleiters zu der Samenblase erweitert; in den Samenleiter münden oft mehrere Drüsenschläuche, deren Sekret zur Bildung einer Hülle um die Spermaballen, mit anderen Worten zur Organisation der Spermatophoren dient. Der Samenleiter steht mit dem Begattungsapparat in Verbindung, mit dessen Hilfe die Spermatophoren auf die Weibchen übertragen werden. Als Begattungsorgan fungiert bei den Insekten eine hornige Röhre, welche den Endabschnitt des Ductus ejaculatorius umfaßt. Die Begattungsröhre ist hervorstülpbar.

Beim Weibchen fungiert der untere Teil der Scheide als Begattungsorgan. Dieser Teil ist oft etwas aufgetrieben und wird in diesem Fall als Begattungstasche (Bursa copulatrix) bezeichnet. In die Scheide münden gewöhnlich die sogenannte Glandulae sebaceae, deren Sekret zur Umhüllung der Eier verwendet wird. Die Scheide steht mit einem blinden Sack im Zusammenhang, welcher als Samenbehälter (Receptaculum seminis) dient. Dieser Schlauch kommunizieret bei manchen Insektenformen vermittels eines besonderen Kanals mit der Begattungstasche. Bei Schmetterlingen mündet die Begattungstasche durch einen besonderen sogenannten „Begattungskanal" nach außen. Der Geschlechtsapparat hat also zwei Mündungen: die eine für den Begattungsprozeß, die andere für Eiablage bestimmt. Im Receptaculum seminis werden die bei der Begattung deponierten Spermatophoren oft jahrelang aufbewahrt.

Die von den Insekten erzeugten Eier sind bei manchen Formen (Phasmiden, gewisse Arten der Psychiden, Tineiden, Cocciden, Hymenopteren u. a.) zur Parthenogenese befähigt, jedoch bei der Mehrzahl der Arten befruchtungsbedürftig.

Die Kopulation der Insekten wurde von HENNEGUY (44) in seiner schönen Monographie dieser Tiere besprochen. Dieser Autor gibt an, daß bei der Mehrzahl der Insekten das Weibchen nur einmal im Leben kopuliert. In vielen Fällen steht dieser Umstand auch mit der kurzen Dauer des Lebens überhaupt, resp. der Phase der Geschlechtsreife im Zusammenhang. Es ist jedoch bekannt, daß gewisse Weibchen jahrelang im geschlechtsreifen Zustande leben und trotzdem nur einmal kopulieren, z. B. die Bienenkönigin. Doch gibt es auch bei Insekten gewisse Gruppen, deren Weibchen mehrmals im Leben und mit verschiedenen Männchen kopulieren. Diese Tatsache wurde z. B. dei den Cantharíden beobachtet. Bei den Insekten aus der Saltatorien-Gruppe, speziell bei Acridien kopuliert das Weibchen nach der Angabe von KÜNCKEL D'HERCULAIS vor jeder Eierablage; HENNEGUY hält es für wahrscheinlich, daß dasselbe auch bei anderen Insekten, welche mehrmals in ihrem Leben zur Fortpflanzung gelangen, stattfindet. Die Männchen der Insekten können mehrmals mit den Weibchen kopulieren. Bezüglich des Ortes, wo der Coitus stattfindet, gibt HENNEGUY an, daß es sowohl während der Ruhe am Boden, oder auf Pflanzen, oder im Flug erfolgen kann. Oft beginnt die Kopulation während der Ruhe und wird im Fluge fortgesetzt. Die Wasserinsekten begatten sich im Wasser entweder beim Tauchen, oder indem sie sich auf Wasserpflanzen setzen. Die Begattung erfolgt gewöhnlich am Tage, bei den Bienen sogar im scharfen Sonnenlicht, die Nachtkäfer, viele Zweiflügler (Diptera), die Nachtschmetterlinge begatten sich abends, Carabiden in der Nacht.

Die Dauer der Begattung ist ebenfalls recht variabel. So ist die Coitusdauer recht kurz bei den Fliegen und gewissen Schmetterlingsgruppen, dauert bei den Bienen ungefähr $^1/_4$ Stunde, bei Seidenspinnern mehrere Stunden, bei den Käfern oft einige Tage.

Ich habe in einem der vorhergehenden Kapitel (vgl. p. 600) darauf hingewiesen, daß der Geschlechtstrieb sich auch bei kastrierten Individuen äußern kann, und daß, wie Transplantationsversuche lehren [KOPEĆ[1]), MEISENHEIMER[2])], die Richtung des Geschlechtstriebes sich nicht als Folge der Entwicklung einer bestimmten Gonadenart entfaltet, sondern eine besondere, von der Geschlechtsdifferenzierung unabhängige Anlage haben muß. In der Regel bleibt natürlich die Richtung des Geschlechtstriebes mit der entsprechenden Gonade in korrelativem Zusammenhang.

Sehr interessant ist die von H. ENGEL[3]) vor kurzem veröffentlichte Mitteilung über einen Zwitter von *Bombyx mori*. Er hat nämlich beobachtet, daß ein normal geschlechtliches Männchen sofort auf den Hermaphroditen losging und sich demselben mit dem Hinterende näherte, um zu kopulieren. Der Zwitter verhielt sich in diesem Fall vollkommen wie ein Weibchen, er machte die charakteristischen zitternden Bewegungen und streckte sein Hinterende dem Männchen entgegen. Brachte man nun den Zwitter wieder mit einem normal

1) l. c. p. 600.
2) l. c. p. 601.
3) l. c. p. 656.

geschlechtlichen Weibchen zusammen, so verhielt er sich wie ein Männchen. Obschon der Autor die Kopulation selbst verhinderte, und es nicht festgestellt wurde, ob die Kopulation mit einem Zwitter von *Bombyx* stattfinden kann, so bleibt doch so viel sicher, daß der Geschlechtstrieb der Zwitter sich in beiden Richtungen äußern kann. Es ist noch zu bemerken, daß von mehreren Autoren (Dubois; Féré, 29, 30, u. a.) Erscheinungen perverser Sexualität beobachtet wurden. Der Homosexualismus wurde in dieser Gruppe besonders beobachtet. Die Entomologen haben auch festgestellt, daß die Männchen einer Species mit den Männchen einer anderen Art oft kopulieren. Dubois hat auch die Kopulation der Männchen des Seidenwurms mit Weibchen anderer Schmetterlinge gesehen. Nach Féré treten bei Bombyciden die Erscheinungen der Homosexualität nur unter abnormen Bedingungen in Abwesenheit der Weibchen auf. Immerhin ist es ein Beweis, daß die Gonadendifferenzierung und Geschlechtstriebrichtung voneinander eigentlich unabhängig sind und in gewissen Fällen auch abweichend, anormal korrelativ sein kann.

Beim Aufsuchen der Weibchen durch Männchen soll der Geruchssinn eine wichtige Rolle spielen. Von Balbiani (2) wurde diese Tatsache im Jahre 1866 nachgewiesen. Er experimentierte mit *Bombyx mori*. Im Momente wo die Tiere die Cocons verließen, isolierte der Forscher eine Anzahl Männchen von den Weibchen und brachte die beiden Tierserien in Kartonkästchen mit beweglichen Deckeln. Von Zeit zu Zeit legte er nun den Deckel desjenigen Kästchens, in welchem die Weibchen sich befanden, über das Männchenkästchen und sah, daß schon dann, wenn der Deckel noch in einer Entfernung von mehreren Zentimetern sich befand, die Insektenmännchen in Unruhe gerieten und sich genau so verhielten, als wenn sie in der Nähe von Weibchen wären. Wenn nach einiger Zeit der Deckel den Geruch der Weibchen verloren hatte, wurden die Männchen durch dessen Annäherung nicht mehr beunruhigt. Es ist weiter sehr beachtenswert, daß die Männchen nur dann auf die Annäherung des Deckels reagierten, wenn sie unverletzte Antennen besaßen. Schnitt man ihnen die Antennen ab, so verlor sich jede Empfindlichkeit gegen den Geruch des Weibchens, welcher dem Deckel anhaftete. Bekanntlich sollen die Antennen Geruchsorgane der Insekten darstellen. Durch diesen letzten Teil der Experimente wurde also wieder ein neuer Beweis erbracht, daß das Geruchsorgan beim Aufsuchen des entgegengesetzten Geschlechtes behilflich ist.

Während der Begattung nehmen die Insekten eine verschiedene Stellung an. In der Mehrzahl der Fälle besteigt das Männchen das weibliche Individuum und wird von ihm während der Dauer des Coitus herumgetragen. Einen solchen Typus zeigt Fig. 163, welche die Begattung bei *Acridium peregrinum* darstellt. Bei den Schmetterlingen erfolgt die Begattung durch Vereinigung der Tiere mit ihren Körperenden, so daß das eine Individuum während des Coitus gleichsam die Verlängerung des Körpers des anderen bildet. Bei den Neuropteren (vgl. Fig. 164) können die Tiere während der Begattung sich ernähren, indem sie beide dieselbe Beute ausnützen.

Bei den Libelluliden erfolgt der Begattungsprozeß erst, nachdem das Männchen sein Samenreservoir mit Sperma gefüllt hat. Das Männchen erfaßt das Weibchen mit der Zange seines Abdomens am Nacken, und das Weibchen dreht und beugt seinen Hinterleib derart,



Fig. 163.

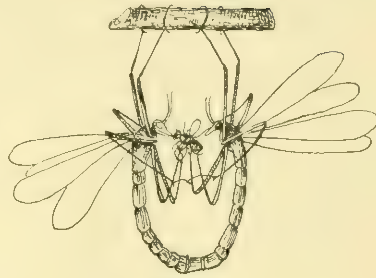


Fig. 164.

Fig. 163. Begattung von *Acridium peregrinum*. Nach KÜNCKEL D'HERCULAIS aus HENNEGUY (44).

Fig. 164. Begattung von *Bittacus tipularius*. Nach BRAUER aus HENNEGUY (44).

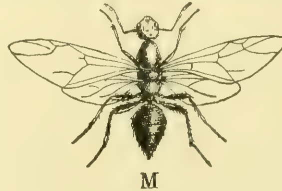
daß er unter den männlichen Kopulationsapparat zu liegen kommt (Fig. 165). Die weiblichen Vulven nähern sich dem männlichen Begattungsorgan, welches am zweiten oder dritten Segment des Abdomens liegt. Die elastischen Säckchen, welche neben dem männlichen Samenreservoir liegen, pressen jetzt den Samen in die weiblichen Geschlechtswege hinein.

Bei den Ameisen läßt sich ein ausgesprochener sexueller Polymorphismus wie bei den Bienen feststellen. Fig. 166 M zeigt ein

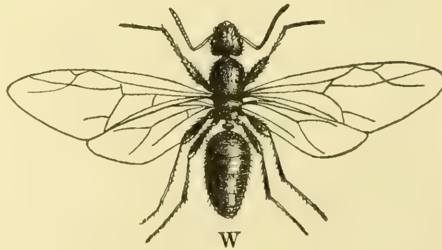


Fig. 165.

Fig. 165. Die Begattung der Libelluliden. Nach HENNEGUY (44).



M



W



A

Fig. 166.

Fig. 166. Die drei typischen Formen der Ameise *Camponotus ligniperdus*. M Männchen, W Weibchen, A Arbeiterin. Nach K. ESCHERICH (27).

Männchen, Fig. 166 W ein Weibchen, Fig. 166 A eine Arbeiterin, welche aus der Weibchenform durch Rückbildung der Flügel und Geschlechtsorgane hervorgegangen ist. Für uns haben selbstverständlich die beiden ersten Formen Bedeutung. Es ist hier zu beachten, daß in der Organisation der Ameisen je nach der untersuchten Art verschiedene Abweichungen vorkommen. Bei einigen Arten wie *Ponera* oder *Anergates* ist das Männchen flügellos, bei *Leptogenys*, *Dorylus*, *Eciton* entbehrt das Weibchen der Flügel (vgl. näheres bei K. Escherich, 27). Diese Umstände haben bei der Begattung der Ameisen große Bedeutung.

Die Begattungsverhältnisse wurden bei den Ameisen gründlich von Forel (32) untersucht, eine Zusammenstellung der wichtigsten Tatsachen enthält auch die Monographie von Escherich (27).

Die Begattung findet während des Schwärmens statt, an welchem in der Regel die gesamten geschlechtsreifen, beflügelten Männchen und Weibchen teilnehmen. Die Tiere fliegen aus dem Neste heraus, und indem sie sich abwechselnd heben und senken, stürzen sich die Männchen „auf die Weibchen und klammern sich an ihnen fest, ohne daß letztere dadurch am Fluge behindert werden. Nicht nur ein, sondern zwei oder drei Männchen trägt das Weibchen mitunter auf seinem Rücken, wie Forel bei *Lassius flavus* beobachtet hat. Die Plätze auf dem Weibchen können auch mehrmals gewechselt, d. h. von verschiedenen Männchen nacheinander eingenommen werden" (Escherich, 27, p. 57). Bei denjenigen Ameisenarten, bei denen die Männchen bedeutend schwerer sind als die Weibchen, können sich die in der Luft gebildeten Pärchen nicht erhalten und fallen zu Boden. Die Befruchtung findet also bei diesen Arten (z. B. Myrmiciden) auf der Erde statt. Nicht immer fallen die beiden Tiere zusammen zu Boden. Sie können auch einzeln herunterfallen und suchen sich erst auf der Erde behufs Kopulation wieder auf. Der Begattungsakt selbst soll nach Forels Angaben niemals länger als eine Minute dauern. Forel hat beobachtet, daß mit einem Weibchen drei Männchen in ungefähr drei Minuten dreimal kopuliert haben und erst das vierte Männchen abgewiesen wurde.

Was die Begattung bei Arten mit flügellosen Männchen anbelangt, so muß man nach Escherich vermuten, daß entweder die Weibchen im heimatlichen Neste von ihren eigenen Brüdern oder von fremden zugewanderten Männchen befruchtet werden. Nach Escherich findet die Geschwisterehe bei *Anergates* sicher statt.

Wo flügellose Weibchen und geflügelte Männchen vorkommen, können entweder die Männchen die jungfräulichen Weibchen in fremden Nestern aufsuchen, um sie dort zu begatten, oder es kann sich eine Geschwisterehe vollziehen, oder endlich könnten die Weibchen ihr Nest verlassen und während ihrer Fußwanderung von den herumfliegenden Männchen aufgefunden und befruchtet werden.

Es ist für die Ameisen charakteristisch, daß, wenn die Befruchtung im Hochzeitsfluge erfolgt, wie es bei der Mehrzahl der Arten der Fall ist, die befruchteten Weibchen nie in ihr heimatliches Nest zurückkommen, sondern nach vollzogener Befruchtung eine neue Kolonie gründen. Das Leben der Ameisenmännchen nach vollzogener Begattungsaufgabe ist recht beschränkt, sie leben nur noch eine kurze Zeit: „Es ist jedoch nur noch ein Vegetieren, unfähig sich allein in der Welt zurecht zu finden und sich selbständig Nahrung zu ver-

schaffen, sterben sie aus Entkräftung allmählich dahin, wenn anders sie nicht von einem Vogel schon eher von ihrem Siechtum erlöst worden sind" (Escherich, 27, p. 61).

Sehr interessant sind weiter die Geschlechtsverhältnisse bei den Termiten, welche ebenfalls von Escherich[1]) in seiner Termitenmonographie geschildert werden. Wenn man ein Nest eines hochentwickelten Termitenstaates untersucht (z. B. von *Termes bellicosus*) und zwar vor Beginn der Regenzeit, so sind dort folgende Formen zu finden: 1) das königliche Paar (resp. mehrere), 2) „geflügelte Individuen", 3) „Arbeiter", welche die Hauptbevölkerung darstellen, 4) große und kleine Soldaten, 5) jugendliche Individuen.

Die Unterschiede, welche zwischen verschiedenen Formen dieser Tiere auftreten, beruhen zum größten Teile darauf, daß die Entwicklung auf verschiedenen Stadien stehenbleibt. Es handelt sich nämlich um verschieden fortgeschrittene postembryonale Entwicklung.

Die Geschlechtstiere sind in der Entwicklung am weitesten vorgerückt; sie entfalten sich zum Imagostadium (Fig. 167 a), sind ursprünglich geflügelt, erst später werden sie der Flügel verlustig (König, Fig. 167 c, und Königin, Fig. 167 b), erhalten jedoch ihre Geschlechtstätigkeit in unbeeinträchtigtem Zustande. Die Arbeiter (Fig. 167 f) und Soldaten (Fig. 167 e und g) sind in der Entwicklung gehemmte, definitiv fixierte und entsprechend angepaßte geschlechtlich unreife Individuen. Die jugendlichen Formen, welche sich ebenfalls in jedem Neste finden, können eventuell als Ersatz dienen. Wenn nämlich das königliche Paar durch irgendeinen Unglücksfall zugrunde gegangen ist, werden aus dem Larvenmaterial, und zwar aus den Nymphen mit kurzen Flügelanlagen die Ersatzkönige resp. -königinnen herausgezüchtet. Es ist beachtenswert, daß durch diese Züchtung bloß die stärkere Entfaltung des angelegten aber unentwickelten Geschlechtsapparates erreicht wird, daß jedoch die Gesamtorganisation des Tieres auf niedriger Entwicklungsstufe stehenbleibt. Wir haben es hier eigentlich mit einem larvalen Organismus zu tun, bei welchem der Sexualapparat sich entwickelt hat, mit anderen Worten, es liegt hier ein Fall der Neotenie (vgl. p. 523) vor. Die aufeinander folgenden, künstlich hervorgerufenen Entwicklungsstadien solcher Ersatzgeschlechtstiere, welche von Grassi gründlich erforscht wurden, stellt Fig. 168 dar.

Die Fortpflanzung der Termiten wird durch das sogenannte „Schwärmen" eingeleitet, welches darauf beruht, daß die geflügelten Termiten ihr elterliches Nest verlassen. Je nachdem die Termiten eines bestimmten Nestes alle gleichzeitig geschlechtsreif werden, oder sich die Reifung dieser Insekten über mehrere Monate hinzieht, werden von einem Neste ein oder mehrere Schwärme nacheinander ausgesendet. Escherich stellt in seiner schönen Monographie die Ansichten verschiedener Autoren zusammen, nach welchen entweder die beiden Geschlechter sich gemeinsam an Schwärmen beteiligen, oder Männchen und Weibchen streng getrennt in besonderen Schwärmen aus dem elterlichen Neste ausfliegen. Diese Frage ist allerdings von gewisser Bedeutung, wenn man beachtet, daß sich in einem Neste

---

1) In diesem Werke von Escherich ist auch die ganze diesbezügliche Literatur zu finden.

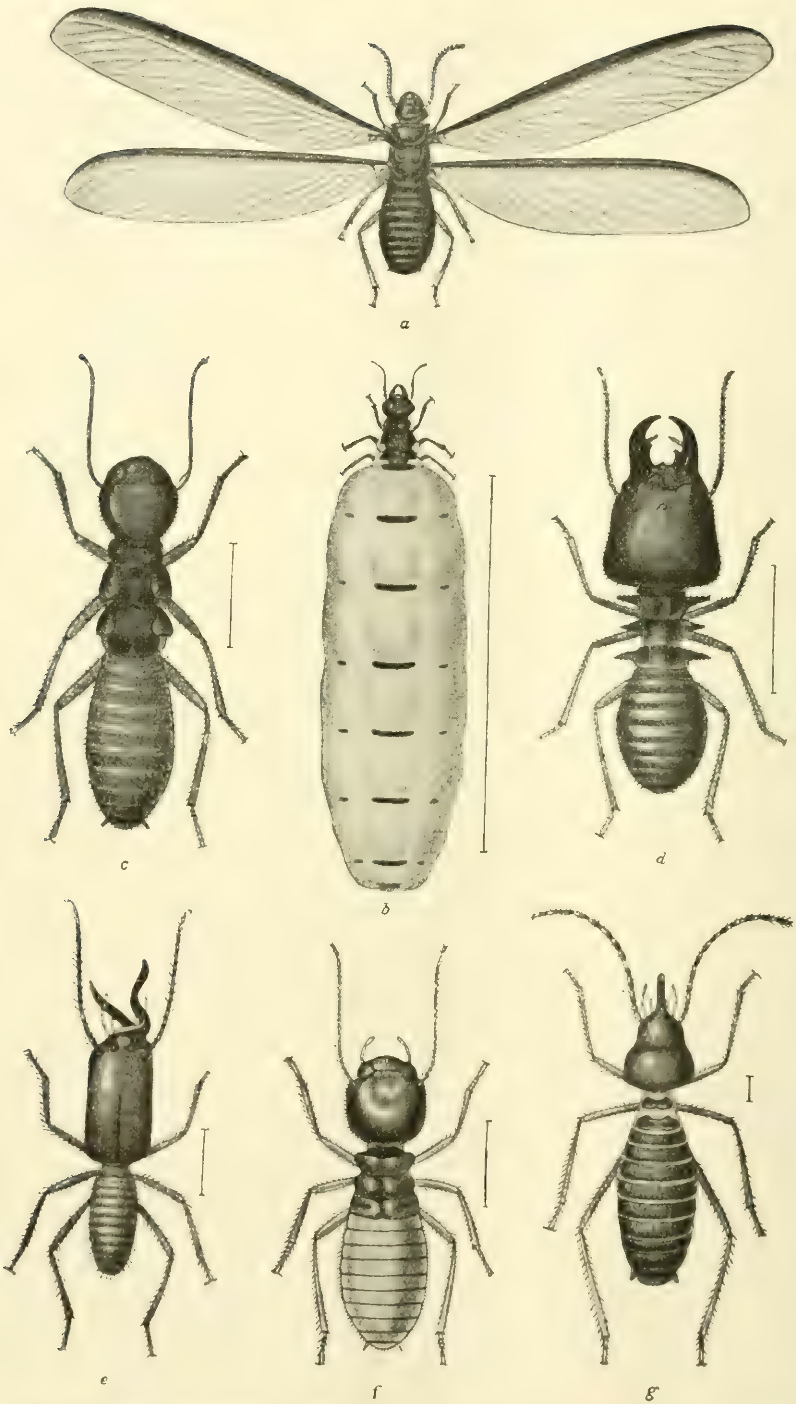


Fig. 167. Die verschiedenen Kasten. a junges Weibchen von *Termes spinosus* Latr.; b Weibchen von *Termes gilvus* Hag.; c entflügeltes Männchen (König) von *Hodotermes ochraceus* Burm.; d Soldat von *Termes spinosus* Latr.; e Soldat von *Termes speciosus* Hav.; f Arbeiter von *Hodotermes ochraceus* Burm.; g Soldat (*Nasutus*) von *Eutermes tenuirostris* Desn. Nach Desneux aus K. Escherich (28).

die Nachkommen eines elterlichen Paares befinden. Sollten sich die Geschlechtsvorgänge zwischen den Individuen, welche von einem Neste herstammen, vollziehen, so hätten wir es mit Inzucht zu tun. Nach der kritischen Erörterung der Literaturangaben kommt ESCHERICH (28) zu dem Schluß, daß „jedenfalls die Inzucht als Ausnahme, die Kreuzungsbefruchtung als die Regel“ anzusehen ist.

Das Schwärmen der Termiten dauert nur eine kurze Zeit. Bald fallen sie in größerer oder geringerer Entfernung von ihrem elterlichen Neste zu Boden und gleich darauf werfen sowohl die männlichen als auch die weiblichen Individuen ihre Flügel ab, was durch einen Autotomieprozeß geschieht. Nach vollzogener Selbstverstümmelung der Flügel, suchen sich die flügellosen Geschlechtstiere einen passenden Platz zur Gründung einer neuen Kolonie. Zu diesem Zwecke machen sie sich paarweise auf den Weg, und dieses Herumziehen der Paare wird als „Liebesspaziergang der Termiten“ bezeichnet. Das Weibchen geht dabei dem Männchen voraus. Nach HEATH wird am Hinterende des Weibchens ein Sekret ausgeschieden, durch welches das Männchen angelockt wird. Nachdem die beiden Tiere sich einen passenden Platz für das neue Nest gewählt haben, wird von ihnen eine Kammer in der Erde gegraben, in welcher die Brut erzeugt und erzogen wird.

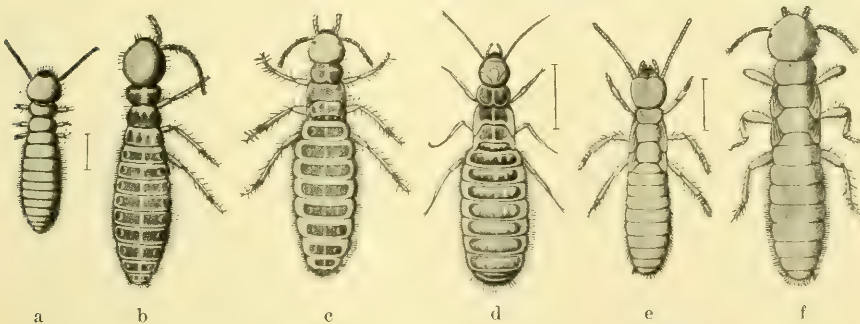


Fig. 168. Entwicklung der Ersatzgeschlechtstiere von *Termes lucifugus*. a Larve, b—d Ersatzgeschlechtstiere aus jüngeren Larvenstadien entwickelt, e Nymphe mit kurzen Flügelscheiden, f Ersatzweibchen, entstanden aus e. Nach GRASSI aus K. ESCHERICH (28).

Es wurde mehrfach die Frage besprochen, wo eigentlich die Kopula der Termiten stattfindet und es wurden alle Möglichkeiten in dieser Hinsicht erörtert. Die Kopulation könnte nämlich während des Schwärmens, während des „Liebesspazierganges“ oder endlich erst nach dem Ausgraben der Kammer stattfinden. Die neueren Angaben (GRASSI, HEATH) sprechen eigentlich für die letzte Möglichkeit. Die Kopulation soll sich demnach erst nach der Flügelverstümmelung vollziehen; die von den Geschlechtstieren vorher zusammen verbrachte Zeit wird als „Brautzeit“ bezeichnet.

Der Vorgang der Kopulation selbst wurde genauer von GRASSI (42a) und HEATH (43a) beschrieben. Die beiden Tiere stehen dabei mit dem Rücken nach oben gewendet und berühren sich mit den Hinterenden ihrer Abdomina. Bei *Termopsis* soll die Kopulation über 10 Minuten lang dauern (HEATH) und wird auch öfters wiederholt.

Es ist interessant, daß die Geschlechtstiere, nachdem sie sich in der ausgegrabenen Kammer angesiedelt haben, die Tentakel abwerfen.

Die ersten Eier werden 14 Tage nach der Kopulation abgelegt, und jetzt beginnt der Vorgang der Brutpflege.

Die Begattung bei den Bienen erfolgt beim geschlechtlich ausgebildeten Weibchen (Königin, vgl. p. 666, Fig. 106) nur einmal im Leben, welches 4—5 Jahre dauert. Die Kopulation findet im vollen Sonnenliche während des Hochzeitsfluges statt. Deshalb sind auch die Details des Begattungsprozesses nicht untersucht worden. Die Kopulation soll nur einige Minuten dauern, das Männchen sitzt während der Begattung auf dem Rücken der Königin, die es mit den Beinen hält. Nach dem Hochzeitsfluge kehrt die Königin mit einem aus der Genitalöffnung hängenden feinen Faden, welcher einen Endteil des Genitalkanals des Männchens bildet, zurück. Diese Partie des männlichen Kopulationsapparates wurde der Drohne bei dem Auseinandergehen der Tiere vom Weibchen herausgerissen. Bei der Kopulation sammelt sich im weiblichen Receptaculum seminis so viel Samen an, daß dieser Vorrat für die Befruchtung der befruchtungsbedürftigen Eier während des ganzen Lebens ausreicht. Es ist hier noch einmal hervorzuheben, daß bei dieser Insektengruppe auch sich parthenogenetisch entwickelnde Eier abgelegt werden. Aus unbefruchteten, sich jungfräulich entwickelnden Eiern gehen Männchen, die Drohnen genannt werden, hervor, während die befruchteten Eier Weibchen ergeben. Diese Tatsachen wurden bereits oben näher besprochen (p. 666 u. 667).

γ) Spinnen (Arachneida).

Die Spinnen sind nur ausnahmsweise hermaphroditisch, in der Regel getrenntgeschlechtlich. Die von den Leberlappen umhüllten Ovarien produzieren Eier, welche durch die Eileiter nach außen wandern. Die Eileiter vereinigen sich in der unteren Partie zu einer Scheide, an welcher gewöhnlich zwei Samenbehälter hängen. Die Vagina mündet auf der Bauchseite an der Basis des Hinterleibes. Die Hoden sind tubenförmig, die Samenleiter bilden lange gewundene Kanäle und vereinigen sich zu einem gemeinsamen Ductus ejaculatorius, dessen Mündung an der Basis des Hinterleibes liegt.

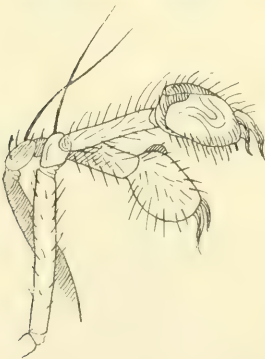


Fig. 169. Die männlichen Maxillartaster von *Argyroepeira hortorum* zu Begattungsorganen modifiziert. Nach Emerton aus H. C. Mc Cook (74).

Aeußerlich unterscheiden sich die Geschlechter beträchtlich voneinander. Die Männchen sind selten von vollkommen gleicher Größe. Sehr oft sind die Männchen kleiner als die Weibchen, deren Abdomen bedeutend voluminöser ist. Dieser Unterschied kann sehr auffallend sein. Es kommen jedoch auch viele Arten vor, bei denen die Weibchen kleiner, die Männchen dagegen größer sind. Das Männchen zeichnet sich weiter dadurch aus, daß sein Maxillartaster zum Kopulationsorgan umgestaltet ist (Fig. 169). Das Endglied des Tasters ist nämlich ausgehöhlt und oft mit einem blasenförmigen Anhangsorgane versehen, welches bei der Begattung zur Einführung des Samens benützt wird. Es ist für die Spinnen sehr charakteristisch (Th. Montgomery, 77, 78), daß das Begattungsorgan bei diesen Tieren weder mit den Geschlechtsdrüsen, noch mit ihren Ausführungskanälen morphologisch in irgendwelchem Zusammenhange steht.

Der Kopulationsprozeß und die Vorbereitungsstadien dazu wurden von mehreren Autoren bei verschiedenen Spinnenarten gründlich untersucht. In der von C. Mc Cook (74) veröffentlichten Monographie der amerikanischen Spinnen und in den gründlichen Arbeiten von Th. Montgomery (77—79) findet man ungefähr die ganze Literatur über diese interessanten Erscheinungen zusammengestellt.

Die Anzahl der Weibchen ist bei den Spinnen bedeutend größer als diejenige der Männchen, daraus geht ohne weiteres hervor, daß ein Männchen mehrere Weibchen belegt, mit anderen Worten, daß bei den Spinnen Polygamie herrscht. Es wurde auch durch direkte Beobachtung bestätigt, daß ein Männchen für mehrere Weibchen ausreicht. Bei der Beurteilung des Verhältnisses zwischen der Anzahl der Individuen von beiden Geschlechtern ist jedoch zu beachten, daß die Männchen außerhalb ihrer Geschlechtsreifeperiode, resp. ihrer sexuellen Leistungsfähigkeit nicht so leicht zu treffen sind wie die Weibchen (Mc Cook).

Die Lebensverhältnisse zwischen den beiden Geschlechtern sind nach der untersuchten Art recht verschieden. Man kann sie in drei Hauptkategorien einteilen: 1) Das Männchen lebt mit dem Weibchen oft auf einem und demselben Neste zusammen, ohne daß sie einander angreifen. Ein solches friedliches Zusammenleben wurde z. B. bei *Dolometes mirabilis*, *Epeira fusca* und *Ergatis benigna* beobachtet. 2) Zu der zweiten Gruppe, von welcher angegeben wird (Menge), daß das Männchen und das Weibchen eine Zeitlang zusammen in einem Neste leben, gehört z. B. *Epeira quadrata*. 3) Die dritte Gruppe umfaßt die weitaus größte Anzahl der Arachniden; die Männchen und Weibchen dieser Arten leben voneinander getrennt und begegnen sich nur zur Ausübung des Begattungsaktes.

In der Zeit der sexuellen Geschlechtstätigkeit, welche bei den Weibchen gewöhnlich (nicht stets! Montgomery, 78) einer Häutung vorangeht und in welcher stets ein stärkeres Auswachsen des Epigynismus stattfindet, sucht das Männchen das Weibchen auf.

Die Frage, auf welche Weise die Gegenwart eines Weibchens von dem begattungslustigen Männchen empfunden wird, wurde von R. Heymons in seinen Studien über asiatische Solifugen behandelt. Nach diesem Autor sind es nicht die Augen, welche zur Auffindung des Weibchens dienen. Sind nämlich die Augen der Spinne nach oben gerichtet, so können die eilig umherlaufenden Männchen ein sich in der Nähe befindliches und sich nicht bewegendes Weibchen als solches ebensowenig erkennen, wie z. B. einen Stein oder irgendeinen anderen beliebigen Gegenstand, bis sie ihn berühren, und sie dienen auch nach R. Heymons (48) mehr zur Wahrnehmung sich bewegender Objekte, zur Orientierung dagegen beim Umherschweifen ist ihnen hauptsächlich der Tastsinn behilflich. Direkte Berührung ist jedoch zur Auffindung eines Weibchens nicht notwendig. Die Erregung, welche wir bei Annäherung des Weibchens beim Männchen wahrnehmen, belehrt uns, welche Rolle hier das Geruchsorgan spielt. Nach Heymons ist der Sitz des Geruchssinnes in den Maxillarpalpen zu suchen. Dieser Autor stellte nämlich folgenden Versuch an: Einem reichlich mit Sperma versehenem Männchen wurden beide Maxillarpalpen amputiert; als sich nun das Tier nach einigen Tagen von dem operativen Eingriff erholt hatte und mit einem Weibchen zusammengebracht wurde, konnte der Coitus nicht zustande kommen, weil das

palpenlose Männchen nicht nur durch die Gegenwart des Weibchens gar nicht erregt wurde, sondern bei dessen Annäherung regelmäßig die Flucht ergriff.

Wenn das Männchen einem Weibchen begegnet, verhält es sich je nach der Art des Tieres verschieden. Nach den Beobachtungen von Heymons (48) ist das Verhalten von *Galeodes* in dieser Hinsicht vielleicht das einfachste. „Mit voller Wucht springt das Männchen auf das auserwählte Weibchen los und versteht fast immer den Hinterleib desselben in der Dorsalgegend zu packen. Mit ziemlicher Gewalt kneift es dort seine Zangen in die weiche Rückenhaut ein, so daß es den Anschein gewinnt, es müsse eigentlich unvermeidlich das Weibchen hierbei verwundet werden, was indessen nur in seltenen Ausnahmsfällen wirklich geschieht.“ Bei einem solchen Angriff bedient sich das Männchen auch seiner Maxillarpalpen und seiner beiden vorderen Beinpaare und umklammert mit seinen Extremitäten den Vorderkörper und die Beine des weiblichen Tieres. Von dem Momente des Angriffes an wird das Weibchen in eine Art willenlosen, passiven Zustandes versetzt, es gibt jeden Widerstand auf. Heymons führt diese Hervorrufung der Passivität im weiblichen Organismus auf die von Verworn näher analysierte Erscheinung zurück: daß durch Aufnötigung einer bestimmten Zwangslage ein derartiger Reiz auf das Zentralnervensystem des Tieres ausgeübt werden kann, daß das betreffende Individuum während einiger Zeit nicht mehr imstande ist, willkürliche Bewegungen auszuführen, und deshalb bewegungslos verbleibt.

Nachdem es nun dem Männchen gelungen ist, das Weibchen in diesen wehrlosen Zustand zu versetzen, schleppt es das letztere an einen günstigen und gesicherten Platz hin und bereitet sich hier zum Begattungsakt. Das Weibchen wird jetzt derart gedreht, daß sein Körper die Rückenlage einnimmt und dem Männchen seine Bauchfläche zuwendet. Das Männchen beißt und kneift die Haut des Weibchens, und zwar über den Genitaldrüsen der weiblichen Spinne, was als Vorbereitungsstadium zum eigentlichen Begattungsprozeß von Heymons aufgefaßt wird.

Bevor ich den Begattungsakt selbst bei *Galeodes* schildere, möchte ich noch die Vorbereitungsphasen zu der Kopulation bei anderen Spinnenarten kurz besprechen.

Nach den Beobachtungen von Mc Cook (74) verrät das Männchen dem Weibchen seine Annäherung durch eine eigenartige Erschütterung des Netzes, an dessen Rande es sich aufstellt. Nach Peckham (83a) erkennt das Weibchen das sich nähernde Männchen an der Art der Netzvibration. Zuweilen wird das Männchen, welches bedeutend kleiner ist als das Weibchen, von diesem überhaupt nicht zugelassen, ja sogar getötet und aufgefressen; manchmal findet man mehrere tote Männchen im Netze hängen. Die aus dem Werke von Mc Cook hier reproduzierte Abbildung (Fig. 170) zeigt das Weibchen von *Argiope* auf seinem Netze, neben ihm sieht man die von der letzten Häutung zurückgelassenen Ueberreste und weiter nach links die Leiche eines getöteten Männchens. Sehr interessant sind die von G. W. und E. G. Peckham (83a) gemachten Beobachtungen über die Vorbereitungsphasen zu dem Kopulationsprozesse bei Individuen der Attiden-Familie. Es wurden von den genannten Forschern folgende Arten in dieser Hinsicht untersucht: *Saitis pulex*,

Epiblemum scenicum, *Icius* Sp., *Hasarius Hoyi*, *Synageles picata*, *Marptusa familiaris*, *Phidippus rufus*, *Phidippus morsitans*, *Dendryphantes capitatus*, *Dendryphantes elegans*, *Zygoballus Bettini*, *Icius mitratus*, *Philaeus militaris*, *Astia vittata*. Die Untersuchungen von G. und E. PECKHAM ergeben, daß die Männchen in der Periode, in welcher sie sich Weibchen zu verschaffen suchen, eigentümliche Bewegungskomplexe vor den Weibchen ausführen, welche als Werbetanz („love dances") bezeichnet werden. Das Männchen verändert dabei rasch die Stellung seines ganzen Körpers und besonders des Hinterleibes (Fig. 171), führt eigentümliche Bewegungen mit seinen Extremitäten aus, nähert oder entfernt sich von dem Weibchen, welches mit Aufmerksamkeit diese Bewegungen zu verfolgen scheint. Die aus der Arbeit von G. W. und E. G. PECKHAM und MC COOK entnommenen Abbildungen (Fig. 172—174) zeigen verschiedene Phasen dieses Tanzes bei einigen Attiden-Arten. Bei manchen Arten kommt es auch oft zu einem Kampfe zwischen zwei Männchen, welche um dasselbe Weib-



Fig. 170. Das Weibchen von *Argiope*. Links die Ueberreste der letzten Häutung und das vom Weibchen getötete Männchen. Nach H. C. MC COOK (74).

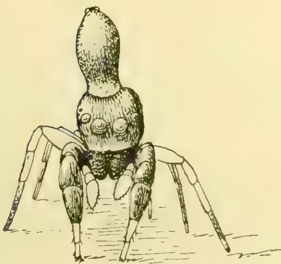


Fig. 171.



Fig. 172.

Fig. 171. Das Männchen von *Synageles picata* beim Annähern an das Weibchen. Nach G. und E. PECKHAM (83 a).

Fig. 172. Das Männchen von *Astia vittata* var. *niger* beim Annähern an das Weibchen. Nach G. und E. PECKHAM (83 a).

chen werben. Der Kampf wird vor dem Weibchen geführt. Fig. 175 stellt einen solchen Kampf von zwei *Philaeus militaris*-Männchen dar. G. und E. PECKHAM kommen zu der Ueberzeugung, daß die Weibchen den Tanz der Männchen, resp. deren Kampf nicht nur mit größter Aufmerksamkeit betrachten, sondern daß sie auch die Fähigkeit besitzen, die Männchen unter den Bewerbern sich auszulesen. Nach neuesten Angaben von MONTGOMERY (79a) hat das Männchen kein Bewußtsein davon, daß es das Weibchen sexuell oder ästhetisch beeinflußt, sondern es zeigt sich dem Weibchen nur als Männchen. Das Weibchen wird aber dadurch angeregt. Im Gegensatz zur PECKHAMschen Anschauung glaubt MONTGOMERY, daß die DARWINsche sexuelle Zuchtwahl nie bei der Entwicklung der sekundären Sexualcharaktere der Araneiden mitgewirkt hat.

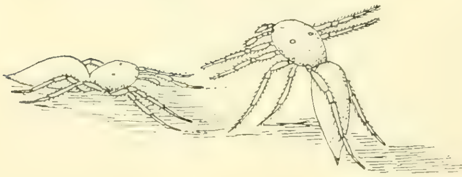


Fig. 173.



Fig. 174.

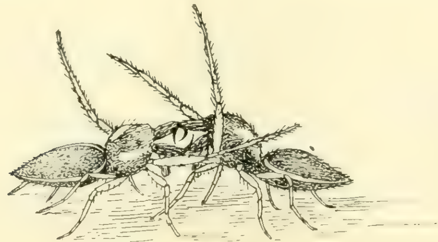


Fig. 175.

Fig. 173. Das Männchen (rechts) von *Marptusa familiaris* vor dem Weibchen (links). Nach G. und E. PECKHAM (83a).

Fig. 174. Der Werbetanz von *Astia vittata*. Nach H. C. MC COOK (74).

Fig. 175, Die kämpfenden Männchen von *Philaeus militaris*. Nach G. und E. PECKHAM (83a).

Bei den Wasserspinnen, z. B. bei *Argyroneta aquatica*, baut sich das Männchen vor der Begattungsperiode ein Nest unter der Wasseroberfläche in der Nähe des Weibchennestes und verbindet sein Nest mit demjenigen des Weibchens durch einen besonderen Kanal, welcher zur Kommunikation der beiden Tiere dient.

Der Kopulationsakt selbst verläuft auch verschieden je nach der untersuchten Art der Spinne.

Bei den von HEYMONS (98) untersuchten Solifugen, insbesondere bei der Art *Galeodes*, befindet sich, wie bereits oben erwähnt,

das Weibchen während der Begattung in der Rückenlage. Das Männchen senkt seine Cheliceren in die weibliche Genitalöffnung ein, zieht sie dann heraus und wiederholt mehrmals dieselbe Prozedur. Nach kurzer Zeit tritt die ganze weibliche Partie wulstförmig hervor und die Genitalöffnung wird als ein klaffender Spalt erkennbar. Jetzt hebt das Männchen seinen Hinterleib ein wenig empor, und aus seiner Genitalmündung gelangt nach außen ein zähflüssiger, klebriger Spermaballen. Kaum ist dieser auf den Boden gelangt, so wird er von den Cheliceren des Männchens erfaßt und an die weibliche Genitalöffnung gebracht. Mit großer Gewalttätigkeit stopft das Männchen den Spermaballen dem Weibchen in die Genitalöffnung hinein und kneift die geschwollenen Ränder derselben zusammen und läuft dann mit einem Sprung nach Beendigung des Begattungsaktes möglichst schnell davon. Wenn das Männchen nach beendeter Kopula nicht mit genügender Gewandtheit und Schnelligkeit entflieht, wird es von dem sich schnell erholenden Weibchen ergriffen und aufgefressen. Dies soll jedoch nicht zu häufig vorkommen: in den meisten Fällen bringt der normale Begattungsverlauf für die Solifugen-Männchen keine unmittelbare Lebensgefahr mit sich. Diese von HEYMONS (48) an Solifugen gemachte Beobachtung wird von anderen Forschern auch für die übrigen Arachnidenfamilien bestätigt. Der Ort, an welchem die Begattung stattfindet, und die Stellung, welche die beiden Partner beim Begattungsakt einnehmen, ist bei den Spinnen recht verschieden. Die Kopulation kann entweder auf dem Netze oder auf der Erde oder



Fig. 176.

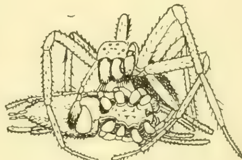


Fig. 177.



Fig. 178.



Fig. 179.

Fig. 176, 177. Die Begattung von *Agalena naevia*. Nach EMERTON aus H. C. MC COOK (74).

Fig. 178. Die Begattung von *Xysticus trivillata*. Nach H. C. MC COOK (74).

Fig. 179. Die Begattung von *Argiope cophinaria*. Das kleine Männchen sitzt an der ventralen Fläche des Hinterleibes des Weibchens. Nach MC COOK (74).

im Neste verlaufen. Montgomery gibt eine Zusammenstellung der Lage beider Partner bei verschiedenen Spinnen. Die aus dem Werke von Mc Cook (74) entnommenen Abbildungen (Fig. 176, 177) zeigen den Begattungsakt bei *Agalena naevia*, bei welcher das Männchen größer und kräftiger ist, das kleinere Weibchen auf die Seite legt, selbst dagegen sich derart stellt, daß es zum Weibchen unter rechtem Winkel gewendet ist und mit den Palpen seine Spermatophoren an die weibliche Genitalöffnung appliziert.

Fig. 178 stellt den Begattungsakt bei *Xysticus trivittata* dar: das Weibchen sitzt während der Kopula auf einem Grasblatt, den Kopf nach abwärts gewendet. Es ist bedeutend größer als das Männchen; dieses setzt sich auf dessen Hinterleib und steckt seine Spermatophoren in die weibliche Geschlechtsöffnung hinein. Noch kleiner ist das Männchen im Verhältnis zum Weibchen bei *Argiope cophinaria*, deren Begattung Fig. 179 darstellt.

Die Dauer des Begattungsaktes ist auch sehr verschieden: nach der von Montgomery zusammengestellten Tabelle kann sich die Kopulation sogar auf mehrere Stunden erstrecken; so dauert sie z. B. bei *Agalena naevia* 7 Stunden und 45 Minuten; es kommen jedoch Spinnenarten vor, bei denen die Begattung in wenigen Minuten, ja sogar in wenigen Sekunden beendet ist.

Montgomery, Heymons und Mc Cook geben an, daß die Kopulation von einem und demselben Männchen mehrmals ausgeführt werden kann. Es kann entweder mit demselben Weibchen oder mit anderen kopulieren. Die Fälle, wo die Weibchen nach vollzogener Kopulation ihre Männchen töten, gehören zu Ausnahmen.

Die Parthenogenese wurde bei den Spinnen von F. Campbell (16) und Damin beschrieben; sie kommt jedoch bei diesen Tieren nur als exzeptionelle Parthenogenese vor (T. H. Montgomery, 78).

Die Scorpionidea haben die Mündungen der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane an der Basis des Abdomens unter der Genitalklappe vor zwei eigentümlichen kammförmigen Anhängen, welche als modifizierte Gliedmaßen des zweiten Abdominalsegmentes betrachtet werden. Die physiologische Bedeutung dieser kammförmigen Organe ist bisher noch nicht ganz eindeutig erklärt worden. Sie werden als Tast- und Spürorgane angesehen, werden aber auch in physiologischen Zusammenhang mit den Kopulationserscheinungen gebracht.

Die sekundären Sexualcharaktere der Männchen und Weibchen lassen die beiden Geschlechter gewöhnlich sofort unterscheiden, da die Männchen die Scheren, die Kämme und das Postabdomen gewöhnlich stärker entwickelt haben.

Die Vorspiele, welche dem Begattungsakt vorangehen, hat Fabre (28 a) näher beobachtet. Die Tiere stellen sich zuerst voreinander mit hoch emporgehobenen Schwänzen und stehen so oft längere Zeit hindurch „face en face" (Fig. 180). Sodann beginnt eine oft mehr als eine Stunde dauernde Wanderung der beiden Partner, welche von Fabre als „promenade à deux" bezeichnet wird. Das Männchen ergreift mit seinen Scheren die Scheren des Weibchens, indem die Tiere mit den Köpfen gegeneinander gerichtet sind, und geht nach

rückwärts, wobei ihm das Weibchen folgt. Während dieser oft lange dauernden Promenade kehren die Tiere mehrmals um. Wird ein geeigneter Stein in der Nähe getroffen, so gräbt das Männchen darunter ein Loch, ohne hierbei das Weibchen auszulassen, und das Paar schlüpft dann hinein.

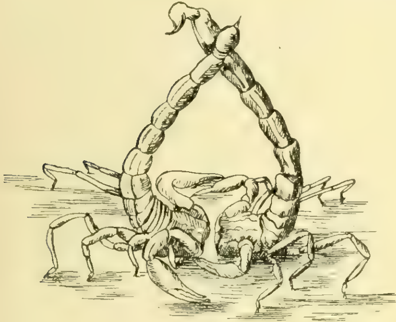


Fig. 180.

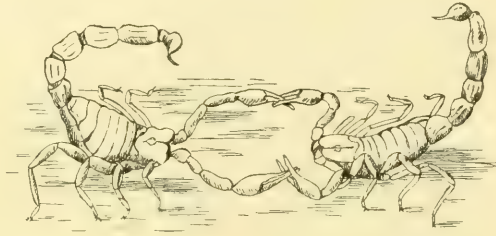


Fig. 181.

Fig. 180. *Buthus occidanus* im Vorspiele vor dem Begattungsprozeß. Nach FABRE aus WARBURTON (115 b).

Fig. 181. *Buthus occidanus* während der „promenade à deux". Nach FABRE aus WARBURTON (115 b).

In Anbetracht dessen, daß die oben erwähnten kammförmigen Organe in unmittelbarer Nachbarschaft der Geschlechtsmündungen liegen, und daß sie sehr genau mit Nervenfasern und Nervenendigungen versehen sind, wurde ihnen eine physiologische Rolle bei dem Begattungsakt zugeschrieben. E. BLANCHARD (6 a) hat bereits im Jahre 1853 darauf hingewiesen. Die kammförmigen Organe der beiden Tiere müßten bei der Kopulation mit den Blättern aneinander gelegt werden — es könnte dadurch die sexuelle Reizung hervorgerufen werden. Das war aber bloß Hypothese. Man müßte dabei postulieren, daß die Tiere sich mit ihren Bäuchen aufeinander legen. In der Tat hat sich diese Vermutung als richtig herausgestellt. BRONGNIART und GAUBERT (13 a) geben in ihrer Mitteilung an, daß ANDRÉ MARÉS in Algier die Skorpionen während der Kopulation beobachtet und festgestellt hat, daß sie sich Bauch an Bauch legen und daß die Blätter der kammförmigen Organe sich miteinander verwickeln [1]). BRONGNIART und GAUBERT beschreiben die Innervierung dieser Organe. Ein Nerv erstreckt sich durch die ganze Länge jedes kammförmigen Organes, er entsendet Nervenäste in jede Lamelle. Der Nerv endet in einem Ganglion.

Die genannten Autoren vertreten auf Grund ihrer Studien die Anschauung, daß die Aufgabe der kammförmigen Organe während der Begattung nicht nur darin besteht, daß sich die Tiere während der Kopulation halten, sondern daß es Exzitationsorgane sind. Die näheren Details des Begattungsaktes sind meines Wissens bisher nicht erforscht.

---

1) „ils étaient ventre à ventre et les dents des peignes étaient enchevêtrées les uns dans les autres."

δ) Milben (Acarina).

Bei den Milben ist der männliche Geschlechtsapparat aus unpaaren oder paarigen Hoden und den Ausführgängen zusammengesetzt, welche sich in ihrem distalen Verlauf zu einem gemeinsamen Kanal verbinden. Dieser ist oft von beträchtlicher Länge. Die Geschlechtsöffnung der Männchen mündet bei manchen Formen am Penis, welcher z. B. bei Hydrachniden durch mehrere Muskeln in Bewegung gesetzt werden kann (Thon). In der Genitalregion liegt bei vielen Hydrachniden ein chitinöses Stäbchen, welches als Petiolus bezeichnet wird und beim Begattungsakt die Rolle eines Reizapparates spielt. Er ist stets von mächtigen, eigens eingerichteten Borsten umgeben. Viele Formen der Acarinen haben keinen Penis. Mit dem männlichen Geschlechtsapparat stehen noch fast stets akzessorische Drüsen im Zusammenhang, welche oft auch beim Coitus eine Rolle spielen. Die Ovarien sind bei den Milben ebenfalls paarig oder unpaar, die Eileiter verbinden sich im unteren Verlauf zu einem gemeinsamen Kanal, welcher mit Anhangsdrüsen oder Samenbehälter versehen ist. Die Geschlechtsöffnung liegt oft weit nach vorn verschoben, so daß sie sich zwischen dem hinteren Beinpaare befindet. Bei den Saccoptideen und Tyroglyphideen ist eine besondere Begattungsöffnung vorhanden, durch welche das Sperma in das Receptaculum gelangt.

Der Verlauf des Begattungsprozesses stellt sich je nach den untersuchten Arten recht variabel. Ich muß mich nur auf wenige Beispiele beschränken.

Nach F. Koenike (58) vollzieht sich der Begattungsprozeß bei der Hydrachnide *Curviceps fuscatus* folgendermaßen: Das Männchen besitzt in der Gegend des dritten Fußpaares ein chitinöses, in die Leibeshöhle hineinragendes Receptaculum seminis und hält während der Brunstzeit die beiden dritten Füße in dem äußersten freien Ende der Samentasche versteckt. Beim Beginn der Begattung erfaßt das Männchen das viel größere Weibchen mit den übrigen Füßen und beginnt, nachdem sich das Weibchen nach kurzem Widerstande beruhigt hat, in dem Receptaculum seminis zu scheuern, bis der Samenerguß erfolgt. Um nun den Samen zu übertragen, sucht das Männchen die dazu erforderliche Lage einzunehmen und das Weibchen möglichst genau zu bewältigen, was dadurch zustande gebracht wird, daß es mit dem gekrümmten Gliede des letzten Fußes je einen weiblichen Vorderfuß an der Basis umgreift; hierauf zieht es das dritte Fußpaar aus der Samentasche hervor und „tupft damit geraume Zeit auf das weibliche Abdomen, nicht immer gerade die Vagina treffend. Das umgestaltete Fußglied spielt demnach die Rolle des Samenüberträgers, wie bei den männlichen Araneen ein Palpensegment“. Die Spermatophoren dieser Milbenart sollen nach Koenike (58) mit einer Art Stacheln versehen sein. Indem das Männchen das weibliche Abdomen betupft, werden die einen Spermatophoren von den Stachelspitzen der anderen durchstochen, so daß die Spermatozoen aus der Spermatophore befreit werden und sodann in die Genitalöffnung des Weibchens gelangen können. Vom Männchen werden die Spermatophoren in die weibliche Geschlechtsmündung bei *Curviceps fuscatus* nach Koenike nie direkt hineingebracht.

Einen anderen Begattungstypus hat Thon (113) bei *Arrhenurus* beschrieben. Bei dieser Art ist ein gut entwickelter beweglicher Penis vorhanden, und außerdem spielen bei dem Begattungsakte die akzessorischen Drüsen und der Petiolus eine wichtige Rolle. Beim Coitus wird der Penis längs der Bauchseite des Körpers hervorge-

schoben und neben dem Petiolus in die weibliche Oeffnung eingeführt. Der Petiolus hat bei der Copula eine doppelte Aufgabe. Seine Hauptrolle besteht nach THON (113) in dem sicheren Festhalten des Weibchens, er spielt also die Rolle eines Haftorganes, und nebenbei soll er auch als Reizorgan fungieren. Den Kontakt und das Anhaften beider kopulierenden Individuen soll noch die ausgiebige Sekretproduktion der stark differenzierten akzessorischen Drüsen des männlichen Geschlechtsapparates ermöglichen. Die Bedeutung der akzessorischen Drüsen für das Festhalten der beiden Partner bei der Begattung war schon aus der älteren Arbeit von KOENIKE (58) bekannt. Bei einem kopulierenden Paar von *Arrhenurus*, welches er aus einem Gefäß unter das Mikroskop gebracht hatte, bemerkte er, daß trotz der Uebertragung die Vereinigung der beiden Tierchen nicht gelöst war, obschon das Männchen die größten Anstrengungen machte, die Trennung zu bewerkstelligen. Das gelang ihm jedoch nicht, auch als ein Tropfen Alkohol unter das Deckglas gebracht wurde und infolgedessen die Bewegungen beider Milben sehr lebhaft wurden. Die Tiere hafteten mit der ventralen Körperseite durch einen zähflüssigen Schleim aneinander, und KOENIKE sprach die Vermutung aus, daß dieses Drüsensekret als Anheftungsmittel bei der Kopulation der Milben dient.

Sehr interessant sind die Beobachtungen über das Entwicklungsstadium, in welchem die Tiere den Begattungsvorgang vornehmen. Gewöhnlich kopulieren miteinander ausgewachsene geschlechtsreife Individuen. In neuerer Zeit hat jedoch S. JOURDAIN (54) bei Sarcoptiden: *Pterolichus fulciger*, *Dermoleichus asternalis* und *Pterophagus strictus* festgestellt, daß die Kopulation der ausgewachsenen Männchen mit den Weibchen schon dann beginnt, wenn diese sich noch im larvalen Zustande befinden. Die Entwicklung verläuft bei dieser Gruppe bekanntlich derart, daß aus einem befruchteten Ei eine hexapode Larve ausschlüpft, welche sich sodann nach einer Häutung zu einer ektopoden Larve entwickelt. Diese Nymphe verwandelt sich nach nochmaliger Häutung zu einem männlichen oder weiblichen Individuum. Nach JOURDAIN (54) beginnen die Männchen der oben zitierten Sarcoptidenformen den Coitus mit der oktopoden Larve, doch wird der Begattungsakt so lange protrahiert, bis die Nymphe sich vollkommen entwickelt. Diese Begattungsform nennt S. JOURDAIN pseudolarvale Begattung. N. BANKS erwähnt in seiner monographischen Arbeit über Acarina dieselbe Tatsache der Kopulation mit den larvalen Organismen und gibt an, daß diese Erscheinung bei den Analgesiden und Listrophoriden, besonders bei *Lapidicarpus* vorkommen soll.

K. SAMSON (96) hat die Begattung bei *Ixodes ricinus* untersucht. Die Autorin bestreitet die früheren Angaben, daß die Begattung bei diesem Tiere mit Hilfe des Rüssels stattfindet. Der Rüssel spielt hier eine mehr nebensächliche Rolle. Sie beschreibt den Begattungsvorgang bei *Ixodes* folgendermaßen: „Ich konnte nun in einem Falle ein Männchen beobachten, das seit mehr als 1 Stunde in der üblichen Lage dem Weibchen angeheftet war, den Rüssel eingesenkt, das erste Beinpaar um das zweite weibliche, das zweite Beinpaar um das dritte weibliche geschlungen, das dritte und vierte auf den Rücken des Weibchens gestemmt. Dieses Männchen zog plötzlich den Rüssel heraus, machte sein erstes

und zweites Beinpaar los und verankerte sich mit diesen um das erste und zweite Beinpaar des Weibchens, so daß nun die männliche Genitalöffnung unter der weiblichen liegen mußte. Das Männchen verharrte so ungefähr 2 Minuten lang, begab sich sodann in seine alte Lage zurück und schob nun von hinten her den Rüssel bis an den vorderen Rand der weiblichen Genitalöffnung, so als rückte es etwas hinein.

Diese Bewegung wiederholte das Männchen einige 20 Mal. Sodann senkte es nochmals für eine Viertelstunde den Rüssel ein und löste sich dann endgültig von dem Weibchen. Ich möchte nun annehmen, daß das Männchen die Spermatophoren abgesetzt hat, als Genitalöffnung über Genitalöffnung lag, daß es diese mit dem Rüssel hineingestrichen hat, und daß das Einsenken des Rüssels vor der eigentlichen Begattung nur zum Aneinanderheften der Tiere und zur Erweiterung des Vorhofes dient. Nach der eigentlichen Begattung hätte es dann den Zweck, ein Zurückgleiten der Spermatophore zu verhindern."

Schtschelkanowcew (99), welcher die Begattung von *Chermes* untersuchte, gibt an, daß bei der Begattung das Männchen vom Weibchen zur Ablegung des Spermas angeregt und das Sperma vom Weibchen mit Hilfe des Genitaldeckels aufgenommen wird.

i) Wirbeltiere (Vertebrata).

Auch hier finden wir ebenso wie bei den niederen bereits besprochenen Stämmen eine sehr große Mannigfaltigkeit hinsichtlich der Geschlechtsverhältnisse. Bei einem ansehnlichen Teil der Wirbeltiere, besonders bei den Anamnien, wie *Amphioxus, Cyclostoma,* Ganoidea, Dipnoa teilweise bei Amphibien findet eigentlich keine Begattung statt; die Geschlechtselemente werden in der Brunstzeit nach außen entleert, und die Befruchtung verläuft außerhalb des Organismus der Mutter. Mit diesen Klassen werden wir uns also in diesem Kapitel nicht beschäftigen.

Wie in der Besprechung der Kopulation bei niederen Tieren werde ich auch bei der Schilderung der Begattungsverhältnisse bei den Vertebraten die morphologischen Tatsachen möglichst kurz, besonders hinsichtlich der Geschlechtsorgane, angeben müssen. In diesem Kapitel ist Kürze auch aus dem Grunde angezeigt, da neuerlich eine zusammenfassende Arbeit von U. Gerhardt (38) über die Kopulationsorgane bei den Wirbeltieren erschienen ist, auf welche ich hier verweise. In der genannten Zusammenstellung ist auch viel aus dem Gebiete der Zeugungsphysiologie bei den Vertebraten enthalten.

α) Fische.

Aus dem Unterstamm der Anamnien müssen in der Klasse der Fische zwei Ordnungen besprochen werden, und zwar die Selachier und Teleostier; bei anderen Gruppen werden die Geschlechtselemente nach außen entleert und im Wasser befruchtet.

Die Selachier.

Die Selachier haben eine spaltförmige Mündung des Geschlechtskanals. Wie übereinstimmend von den Autoren, welche die Geschlechtsorgane dieser Fische untersucht haben, angegeben wird, hat die am Ende des Geschlechtstraktus sich

vorfindende Papille nicht die Bedeutung eines Kopulationsorganes (U. GERHARDT). Als Kopulationsorgan bei den Selachiern fungiert die Bauchflosse, welche entsprechend modifiziert ist. Die Struktur dieses Apparates wurde gründlich von PETRI (84), F. JUNGERSEN (55) und O. HUBER (50) untersucht. Die Modifikation der Bauchflossen beruht vor allem darauf, daß sie stark verlängert und mit akzessorischen Terminalanhängen (Sporne, klauenähnliche Gebilde usw.) versehen ist, wie man es in der der Arbeit von JUNGERSEN entnommenen Fig. 182 sehen kann. In der vorderen Partie der Flosse, wo durch Hauteinstülpung ein Blindsack entstanden ist, differenziert sich aus der inneren Epithelauskleidung des Sackes eine große wulstartig hervorragende Drüse (Fig. 182 *S* die Wand des Drüsensackes). Wie aus Fig. 182 ersichtlich ist, hat das Kopulationsorgan paarigen Bau. Das ganze Kopulationsorgan, d. h. dieses modifizierte Pterygopodium, kann durch das Sekret der oben erwähnten Drüse eingesalbt und schlüpfrig gemacht werden (H. BOLAU, 6).

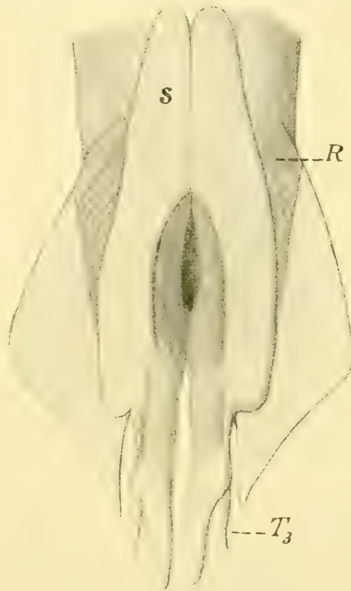
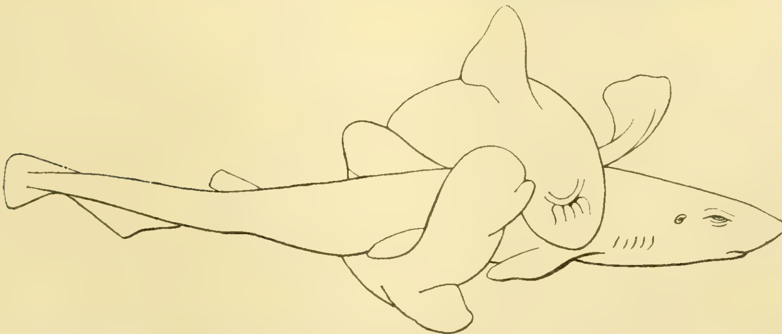


Fig. 182. Bauchflossen von *Acanthias vulgaris* von der Ventralseite, die Lage des Drüsensackes (*S*) und seine Ausstreckung nach vorn über das Becken hinaus zeigend, *R* Radienmuskeln, T_3 Sporne. (Nach JUNGERSEN, 55).

Der Begattungsvorgang bei Selachiern, und zwar bei *Scyllium*, wurde von H. BOLAU im Hamburger Aquarium beobachtet. Fig. 183 stellt die Position dar, welche diese kopulierenden Fische beim Coitus einnehmen. Das Männchen schlingt sich nämlich quer um das Weibchen herum in der Weise, daß der Schwanzteil des Männchens sich von der rechten Seite des Weibchens her über den Rücken desselben hinwegkrümmt, während von der linken Seite des Weibchens der Vorderteil des Männchens sich nach oben und etwas von hinten in der Weise um das Weibchen schlingt, daß der Kopf des Männchens über seinen Schwanzteil weg zu liegen kommt. Inzwischen schiebt das Männchen eines von den beiden zu Kopulationsorganen modifizierten Pterygopodien in die


Fig. 183. Zwei Katzenhaie, in der Begattung betroffen. (Nach H. BOLAU, 6, aus GERHARDT, 38).

Kloake des Weibchens ein, was um so leichter geschehen kann, da die betreffende Flosse unmittelbar vorher durch das Sekret ihrer Drüse eingesalbt wurde. In diesem Momente liegen die Geschlechtsöffnungen beider Partner genau aneinander, und der Samenerguß kann ganz direkt in die weibliche Kloake erfolgen. Die Bedeutung des modifizierten Pterygiums bei dem Kopulationsakte besteht darin, daß es die Lage der männlichen und der weiblichen Kloake fixiert, durch Erweiterung der letzteren die Aufnahme der Samenflüssigkeit in dieselbe erleichtert und eventuell eine Art Rinne bilden kann, welche den Strom des Spermas richtet.

Gerhardt (38) macht mit Recht auf eine Analogie aufmerksam, welche bei der Verwendung der Kopulationsorgane bei Spinnen und Selachiern besteht: bei der einen und der anderen Tiergruppe sind die Kopulationsorgane paarig. Aus der oben besprochenen Arbeit von Montgomery geht hervor, daß bei manchen Spinnen nur eine Palpe beim Begattungsakt verwendet wird, bei den Selachiern wurde dasselbe hinsichtlich der Verwendung der Pterygien bei der Copula festgestellt.

Knochenfische (Teleostia). Einige Arten dieser Gruppe sind vivipar und das legt die Frage nahe, auf welche Weise die Spermatozoen in das Innere des Genitaltraktus des Weibchens gelangen. Diese Frage bezieht sich bloß auf einige Arten, wie *Glaridichthys januarius*, *Gl. decemmaculatus*, denn die anderen Arten der Knochenfische legen unbefruchtete Eier ab, die erst außerhalb des Organismus besamt werden. Die Verhältnisse bei den lebendig gebärenden Teleostiern hat neuerdings E. Philippi (86) untersucht. Er hat den Kopulationsprozeß bei diesen Arten mehrmals beobachtet. Die Tiere zeichnen sich dadurch aus, daß sie an dem freien Ende der Analflossen einen Klammerapparat tragen. Zwecks Kopulation, welche nur einen Augenblick dauert, drehen sie diese Analflossen rechts und links so herum, daß ihr Distalende nun mehr nach vorn und etwas dorsalwärts gerichtet ist. In dieser Stellung des Männchens erfolgt die Ejakulation des Spermas bei der nur momentanen Berührung beider Tiere, bei welcher sogar die Genitalöffnungen beider Partner durch einen Zwischenraum getrennt bleiben. Bei der Ejakulation bedient sich das Männchen der umgelegten Analflosse gewissermaßen als einer zur Genitalöffnung des Weibchens führenden „Gleitschiene".

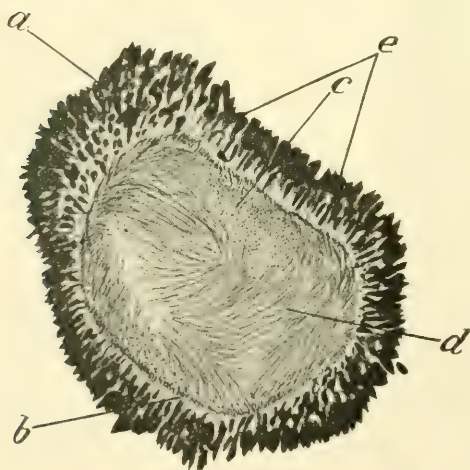


Fig. 184. Schnitt durch ein Spermozeugma von *Glaridichthys januarius*. *a* Die Stellen der lockeren Anordnung der Spermatozoenköpfe, *b* die Zone, welche den Spermatozoenhälsen entspricht, *c* Querschnitte der Spermatozoenschwänze, *d* Längsschnitte derselben, *e* zusammengedrängte Spermatozoenköpfe. (Nach Philippi, 86.)

Philippi (86) hat nachgewiesen, daß das Sperma in einem Ballen organisiert ist. Die Spermaballen (Fig. 184) nennt Philippi im Anschluß an Ballowitz „Spermozeugma“. Die Köpfe der Spermatozoen sind an der Oberfläche des Spermozeugma angeordnet, oft auf einer Strecke sehr stark zusammengedrängt, unterhalb ist die Schicht der Spermatozoenhälse sichtbar, und im Innern liegen die Schwänze (Fig. 184 *c*, *d*). Die „Spermozeugmen“, welche an der Genitalmündung oder in deren Nähe angeklebt wurden, gelangen in die Geschlechtswege des Weibchens, indem das letztere vermittels der Muskulatur der Leibeswand oder der Oviduktmuskulatur ein Vakuum in der Leibeshöhle bildet.

β) Lurche (Amphibien).

Diesen Tieren fehlen eigentliche Kopulationsorgane, und die Befruchtung verläuft bei der Mehrzahl der Arten außerhalb des weiblichen Organismus (mit Ausnahme mancher Urodelen). Da jedoch die Entleerung der Geschlechtselemente und meist auch die Befruchtung derselben in der Weise erfolgt, daß sich die Tiere begatten, so will ich hier diesen physiologisch auch in verschiedenen Details untersuchten Prozeß kurz schildern. Die Mehrzahl der Beobachtungen und Versuche wurden an den schwanzlosen Lurchen (Anura) vorgenommen. Gaupp (37) führt in seinem Werke über den Frosch die wichtigsten diesbezüglichen Angaben an. Die Brunstzeit bei den Fröschen tritt gewöhnlich im Frühjahr auf. In dieser Periode trifft man gewöhnlich die Frösche in Kopulation. Der Termin der Brunstzeit schwankt nach der untersuchten Art und den Witterungsverhältnissen. Der Begattungsakt verläuft auf die Weise, daß das Männchen das Weibchen besteigt und es mit den Armen direkt hinter den vorderen Extremitäten umklammert hält. Nach Gaupp befinden sich die Vorderarme des Männchens im Ellbogengelenk gebeugt, die Hände befinden sich in Radialabduktion und der Daumenrand des Männchens, durch die Daumenschwiele rauh und fest, preßt sich stark vom Bauch her in die Bauchwand des Weibchens, dicht hinter dem Schultergürtel ein.

Die bei der Umklammerung angewendete Kraft ist ziemlich beträchtlich und zeigt deutlich den reflektorischen Charakter. Man kann stets bei künstlicher Trennung eines kopulierenden Paares beobachten, daß sich das vom Weibchen mit Gewalt getrennte Männchen stark an den Finger des Menschen, der es abtrennt festklammert, resp. mit den Vorderbeinen die Bewegungen ausführt, als wenn es das Weibchen umklammerte. Das betreffende Nervenzentrum muß sich offenbar im Zustande starker Erregung befinden. Wenn das Paar getrennt wurde und das Weibchen sich in der Nähe befand, so begann das Männchen sofort wieder den Begattungsakt. Beim Begattungsprozeß lassen sich die Männchen auch durch Verstümmelungen nicht stören (Goltz, 40, 41). Es drängt sich weiter die Frage auf, von welchen peripheren Organen der Erregungszustand des Umklammerungszentrums hervorgerufen wird. Nach Goltz ist die während der Brunstzeit auftretende Vergrößerung des Hodens dafür verantwortlich. Der Erregungszustand, welcher einmal durch Vergrößerung des Hodens bewerkstelligt wird, dauert fort, auch wenn der Hoden exstirpiert wird. Die Angaben Tarchanoffs (112), daß in dieser Hinsicht die Haupt-

rolle den sich füllenden Samenblasen zukommt, hat sich im Lichte der Untersuchungen von Steinach (110) nicht bestätigt. Dieser Forscher ist auf Grund seiner Versuche an Fröschen zu dem Schlusse gekommen, daß die Ansicht von Goltz (40, 41) über die Hervorrufung des Erregungszustandes in dem Umklammerungszentrum durch Hodenanschwellung in der Brunstperiode aufrecht erhalten werden muß.

Während der Begattung der Frösche erfolgt erst der Uebertritt der Eier in die Ovidukte, und zwar nach Gaupp (37) ziemlich gleichzeitig für alle Eier. Im Laufe der Paarung füllt sich auch die Samenblase mit Sperma; beim Beginn der Begattung ist sie vollkommen leer. Die Begattung schließt mit dem Ablaichen. Ihre Dauer schwankt, beträgt jedoch in der Regel z. B. bei *Rana fusca* 8—14 Tage. Die von O. Schultze (100) in dieser Beziehung ausgeführten Versuche ergaben, daß durch Erniedrigung der Temperatur der Umgebung in welcher sich die begattenden Frösche befinden, die Dauer der Begattung bis zu 4 Wochen verlängert werden kann. Ich kann aus eigener Erfahrung diese Angabe bestätigen. Nach O. Schultze (100) wird hierdurch nicht die Entleerung der Eier aus dem Uterus verhindert, sondern die Eier werden länger auf ihrem Mutterboden, d. h. im Eierstock festgehalten. Was das Ablaichen selbst betrifft, so ist zum Prozeß der Eiablage, nach den genauen Untersuchungen von M. Nussbaum, die Umklammerung des Weibchens durch das Männchen kein Erfordernis, die Eiablage wird jedoch dadurch in hohem Grade gefördert.

Die Besamung der Eier erfolgt im Momente, wo die Eier ihre Kloake verlassen (Gaupp). Nach Fischer-Sigwart (31) soll der abgelegte Laich noch nachträglich vom Männchen mit Sperma begossen werden.

Etwas abweichend verläuft der Begattungsprozeß bei den in Japan und in den Tropen lebenden Amphibien. S. Ikeda (52) hat beim *Racophorus Schlegelli*, einem in Japan einheimischen Frosch, festgestellt, daß gleich nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf das viel kleinere Männchen sich auf den Rücken eines verhältnismäßig großen Weibchens setzt und mit ihm kopuliert. Die Eier werden in einer luftenthaltenden schaumigen Masse abgelegt. Wie dieser Schaum entsteht, ist aus der neuen sehr interessanten Arbeit von Siedlecki (105) zu ersehen, in welcher er über die Biologie des javanischen Flugfrosches *Pelobates Reinwardtii* berichtet. Nach seinen Beobachtungen beginnt der Kopulationsakt gegen 9 Uhr abends. Das Männchen umklammert das Weibchen mit den Vorderbeinen unter den Achseln (Fig. 185) und bleibt in dieser Position die ganze Nacht hindurch. Vor der Eiablage wandert das Weibchen mit dem auf seinem Rücken reitenden Männchen und sucht sich ein zur Eiablage und Befruchtung passendes Blatt auf, auf welchem die Kopulation fortgesetzt wird. Die kopulierenden Tiere biegen die langen Hinterbeine stark nach oben um, so daß das Tibiotarsalgelenk auf den Rücken hoch über der Analöffnung zu liegen kommt. Jetzt beginnt die Eiablage und Befruchtung. Zuerst wird ein Ei in einer schleimigen Masse, welche als Sekret der Eileiterdrüsen zu betrachten ist, abgelegt. In demselben Moment ergießt das Männchen die Samenflüssigkeit, und sofort beginnen beide Tiere gleichzeitig und gleichmäßig die Hinterbeine zu bewegen, so daß die Fersen den Rücken streichen und die Füße in den Eierschleim eingetaucht werden (Fig. 186). Infolge der raschen Bewegungen wird die die Eier umgebende schleimige Substanz zum Schaum geschlagen. Nach kurzer

Pause, in welcher die Tiere ruhig sitzen, wird vom Weibchen ein neues Ei abgelegt, und die Bewegungen der Beine wiederholen sich von neuem. Nach SIEDLECKIS Beobachtungen werden in einer halben bis einer Stunde 60—90 Eier abgelegt und ein Schaumklumpen von 5 bis 7 cm Durchmesser gebildet. SIEDLECKI beobachtete auch die Eiablage bei Weibchen, welche er von den Männchen isoliert hatte, und bemerkte, daß das Weibchen dabei genau dieselbe Stellung einnimmt und dieselben Bewegungen ausführt, als wenn es mit einem Männchen zusammen wäre. Der genannte Forscher ist geneigt anzunehmen, daß alle Bewegungen dieser Tiere bei der Kopulation reflektorisch auftreten und durch die im Geschlechtsapparate während der Entleerung der Sexualelemente stattfindenden Veränderungen hervorgerufen werden.



Fig. 185.

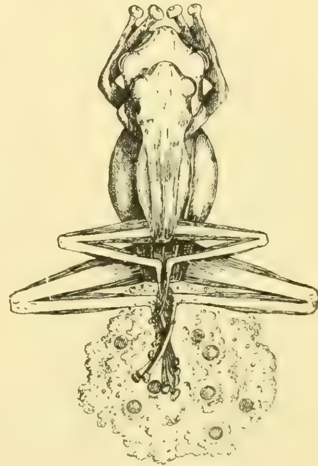


Fig. 186.

Fig. 185. Kopulierendes Pärchen der Flugfrösche am Anfang des Begattungsvorganges. (Nach M. SIEDLECKI, 105.)

Fig. 186. Die kopulierenden Flugfrösche während der Eiablage. Durch die Bewegungen der Beine des Weibchens wird in der Umgebung der Eier der Schaum geschlagen. (Nach M. SIEDLECKI, 105.)

In der Ordnung der Gymnophionen wurde bisher die Kopulation nicht beobachtet, GERHARDT (38) gibt jedoch an, daß man keinen Grund hat, daran zu zweifeln, „daß der umstülpbare Kloakenabschnitt des Männchens tatsächlich in die weibliche Kloake eingeführt ist“.

Bei den Urodelen wird gewöhnlich die Spermatophore vom Männchen abgelegt und erst dann, z. B. vom Boden aktiv von dem Weibchen in die Kloake aufgenommen. Etwas abweichend verläuft die Begattung bei den Salamandern. Der Begattungsprozeß bei diesen Tieren wurde in einigen Phasen von E. JACOB (53) und E. ZELLER (125) beobachtet, den ganzen Prozeß der Kopulation jedoch hat erst P. KAMMERER [1]) (56) genau beschrieben. Nach seiner Angabe kann der Begattungsprozeß bei den Salamandern sowohl im Wasser als auch auf dem Lande stattfinden. Vollzieht sich die Be-

1) Vergl. auch VAN LEEUWEN (68).

gattung im Wasser, so verläuft sie ungefähr so, wie bei den Tritonen: die Spermatophoren werden vom Männchen auf den Boden gesetzt und erst dann vom Weibchen aktiv mittels der Kloake, welche tastend und sich weit öffnend über den Boden dahingleitet, aufgesaugt. Bei dem Begattungsprozeß auf dem Lande erfolgt eine unmittelbare Uebertragung der Spermatophoren von der Geschlechtsöffnung des Männchens in diejenige des Weibchens, was durch eine entsprechende, gewaltsame Drehung, man könnte sagen Verrenkung (P. Kammerer) des Männchens zustande gebracht wird. Die Genitalöffnungen nähern sich dabei einander sehr dicht, es ist möglich, daß die weibliche Kloake dabei durch die männliche umfaßt wird.

γ) **Kriechtiere** (**Reptilien**).

In diesem Unterstamm der Wirbeltiere wurden die Geschlechtsverhältnisse mehrmals gründlich untersucht.

Bei Rhynchocephalen-Kriechtieren, bei welchen die eigentlichen Kopulationsorgane nicht nachgewiesen wurden, gibt U. Gerhardt (38) nach der Privatmitteilung von Thilenius die Beschreibung der Kopulation von *Hatteria*. Daraus erfahren wir, daß sich die beiden Partner während des Coitus in Schrägstellung mit zueinander gewendeten Ventralseiten befinden. Die Kloake des Männchens ist dabei vorgestülpt und in die weit geöffnete Kloake des Weibchens hineingeschoben.

Bei den Echsen (Sauria) und Schlangen (Ophidia) zeichnet sich der Penis dadurch aus, daß er als doppelter, vorstülpbarer Schlauch mit einer zur Ueberführung des Samens dienenden Rinne erscheint[1]). Den Begattungsprozeß bei Eidechsen hat auf Grund seiner Beobachtungen an Terrarientieren H. Mortensen (79b) beschrieben. Nach diesem Autor beißt sich das Männchen in die Seite des Weibchens unmittelbar vor dem rechten Hinterbeine desselben fest und hält so das Weibchen durch die ganze Zeit des Coitus, der bis 5 Minuten dauern soll. Der Penis des Männchens wird in die weibliche Kloake eingestülpt, dabei wird jedoch stets nur ein Peniszweig gebraucht.

Die Schlangen sollen sich bei dem Begattungsakte umeinander schlingen und dabei mit dem stacheligen Kopulationsorgane das Sperma einführen. Ueber die Kopulation der Schlangen berichtet auch Brehm an mehreren Stellen seines Werkes. Während der Paarungszeit sollen sich die Schlangen zu größeren Gesellschaften vereinigen und längere Zeit zusammen verweilen. Man hat bei gewissen Schlangenarten beobachtet, daß sich die Männchen mit den Weibchen zu förmlichen Knäueln verschlingen und in dieser Stellung stundenlang verharren. Die Vereinigung beider Geschlechter ist auch aus dem Grunde sehr innig, weil die walzenförmigen Ruten des Männchens, die bei der Paarung umgestülpt werden sollen, an der inneren Seite mit harten Stacheln besetzt sind und deshalb fest in den Geschlechtsteilen des Weibchens haften. Nach den Angaben von Brehm ist es den Partnern oft recht schwer, sich voneinander z. B. bei der Flucht loszureißen.

Ueber die Kopulation bei den Schildkröten (Chelonia) sind Angaben in der Mitteilung von Bauhoff (3a) zu finden. Seine Beobachtung über sehr starke Peniserektion bei diesen Tieren bestätigt

1) Gerhardt (38, p. 318).

Gerhardt (38) auf Grund seiner Präparierbefunde bei *Thalassochelys* und *Emys*. Nach Brehms Angaben sitzt dabei das Männchen auf dem Rücken des Weibchens und umklammert es so fest mit den Beinen, daß ziemlich bedeutende Kraft angewendet werden muß, um die Tiere auseinanderzureißen.

Der Begattungsprozeß der Krokodile wurde von A. Voeltzkow (114 a) folgendermaßen geschildert: „Die Begattung soll nach Aussage der Eingeborenen auf dem Lande stattfinden, und zwar in der Weise, daß das Männchen sich schräg über das Weibchen legt unter einem Winkel von 45 Grad und seinen Schwanz unter den des Weibchens krümmt. Der Penis ist bei dieser Lage durch seine Starrheit und Länge (etwa 20 cm bei mittelgroßen Exemplaren) ganz gut geeignet, eine ausgiebige innere Befruchtung zu ermöglichen. Brehm gibt an, er habe wiederholt erzählen hören, daß beim Nilkrokodil die Begattung auf Sandinseln erfolge und das Weibchen dabei vom Männchen erst auf den Rücken gewalzt und später wieder umgedreht werde. Der Penis ist tatsächlich weit hervorstülpbar, und ich habe dessen Hervortreten öfter beobachtet bei Tieren, die in der Rückenlage festgebunden und stark durch Schmerz und Zorn erregt wurden, auch kann man mit der Hand die ganze Rute aus der Kloake herausziehen. Sie ist nicht durchbohrt, wahrscheinlich schließt sich bei der Begattung, durch Anschwellung der kavernösen Gewebe der Ränder, die auf der Unterseite des Geschlechtsgliedes verlaufende Rinne zu einem Kanal und es fließt dann der Samen durch eine geschlossene Rinne in die weibliche Kloake.“

δ) Vögel.

Hier finden wir zwei Haupttypen der männlichen Kopulationsorgane. Die überwiegende Mehrzahl der Vögel entbehrt überhaupt des Penis, bei gewissen Vögelordnungen (Ratiden) ist jedoch dieses Glied wohlentwickelt. Besonders stark ist der Penis beim *Struthio* gebildet, bei welchem er nicht nur bei dem Coitus, sondern auch bei jedem Defäkations- und Miktionsakt aus der Kloake ausgestülpt werden muß (Gadow).

Der Kopulationsprozeß verläuft bei den Vögeln in zweierlei Weise je nach der Struktur des männlichen Begattungsorganes. Bei denjenigen Vögeln, bei denen kein entwickelter Penis vorhanden ist, beruht der Begattungsprozeß darauf, daß sich das Männchen auf den Rücken des Weibchens setzt, daß dieses den Schwanz emporhebt und seine Kloakenöffnung gegen die des Männchens preßt, wobei nach kurzer Zeit die Spermaejakulation eintritt. Bezüglich der Begattung bei Vögeln mit entwickeltem Penis hat Gerhardt (38 a) nachgewiesen, daß das Glied in die Kloake eingeführt wird. Derselbe Autor (38) gibt nach Harvey folgende Beschreibung des Begattungsprozesses bei *Struthio*: „Das Männchen hielt einen Fuß auf die Erde, den anderen auf den Rücken des Weibchens gedrückt und unter sonderbaren Geräuschen und Halsbewegungen wurde der große Penis in die weibliche Kloake eingeführt und sine vibratione ulla darin still gehalten, so daß beide Tiere velut clavo fixi vereinigt waren.“

Nach Gerhardts Beobachtungen (38) begatten sich die Zahnschnäbler nach bestimmten Vorspielen auf dem Wasser.

Die bei der Begattung in den weiblichen Geschlechtstraktus eingeführten Spermatozoen wandern aufwärts in den Eileiter und

sammeln sich in dem obersten Teil des Oviduktes, wo auch der Befruchtungsvorgang stattfindet. Die Eier gelangen aus dem Eierstock nur mit einer zarten Dotterhaut umhüllt und werden gleich im ersten Abschnitt des Eileiters (Trichter) befruchtet. Im zweiten Abschnitt des Oviduktes soll die Verstärkung der Dotterhaut durch die ausgeschiedene dünne Membran erfolgen (Mitrofanoff, Waldeyer). Das befruchtete Ei wird hier auch von einer dicken Eiweißsubstanzschicht bedeckt und diese noch mit zwei Membranen umhüllt; das bereits in Furchung begriffene Ei gelangt jetzt in den dritten ausgeweiteten und mit Zotten bedeckten Abschnitt des Eileiters. Die Wandzellen dieses Eileiterabschnittes scheiden Kalksalze aus, die zur Bildung der Vogeleischale dienen. Den letzten, vierten Abschnitt des Eileiters passiert das Ei ohne weitere Veränderungen und wird jetzt abgelegt.

ε) Säugetiere.

Der Geschlechtsapparat der Säugetiere ist in jeder Anatomie beschrieben; eine besondere gründliche Besprechung der Kopulationsorgane dieser Tiere findet man in zwei neuen Arbeiten von U. Gerhardt (38b, 38c), der unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete in mehrfacher Hinsicht durch seine eigenen, gewissenhaften Studien ergänzt hat. Indem ich also auf diese Arbeiten verweise, gehe ich gleich zu den physiologischen Tatsachen über.

Sexualperioden.

Die Begattung findet bei vielen Typen der Säugetiere das ganze Jahr hindurch statt, meist jedoch gibt es eine bestimmte Jahreszeit, welche für die betreffende Art als Brunstzeit oder Oestrum [1]) (Heape 43c, Marschall 72d) gilt und in welcher sich die Begattung vollzieht. Diejenigen Tiere, welche während ihrer ganzen Geschlechtssaison nur eine Oestrumperiode haben, werden als monöstrale bezeichnet, im Gegensatz zu den polyöstralen Tieren, welche mehrere Oestra in einer Geschlechtssaison durchmachen. Die aufeinander folgenden Oestra einer Geschlechtssaison werden durch sogenannte diöstrale Geschlechtsruhepausen getrennt.

Die Geschlechtsverhältnisse bei den Säugetieren sind je nach der untersuchten Ordnung recht verschieden. In seinem ausgezeichneten und gedankenreichen Werke über die Physiologie der Reproduktion hat Marshall (72d), der sich in seinem Buche hauptsächlich mit Säugetieren befaßt, die Angaben hinsichtlich dieser Tierklasse zusammengestellt.

Bei Monotrematen soll nach Semon das Oestrum, also auch die Kopulationsperiode nur einmal im Jahre stattfinden.

Bei den Beuteltieren beginnt die Sexualsaison nach Marshall Ende Oktober z. B. bei *Phascolarctus cinereus*, dagegen bei Känguru wurde sie im zoologischen Garten in London im September und April beobachtet. Zu jener Zeit fließt aus der Scheidenöffnung Schleim mit Blut aus. In einem Jahre kommen also bei diesen Tieren zwei Sexualperioden vor, es wurde aber bisher nicht festgestellt, ob in einer Saison das Oestrum sich eventuell wiederholt, ob sie also mono- oder polyöstrale Tiere sind.

1) Vgl. auch darüber p. 532.

Die Rodentia sind als polyöstrale Tiere zu bezeichnen. Bei gewissen zu dieser Ordnung gehörenden Tieren tritt die Bedeutung der Brunstperioden für das Geschlechtsleben besonders deutlich zutage. So gibt SOBOTTA (108a, p. 33) für die Maus an, daß die Begattung außerhalb der Brunstperiode absolut ausgeschlossen ist, da die Vagina sonst fest verklebt ist. Die neue Arbeit von POWIERZA (91b), welcher speziell die Organisation der weiblichen Geschlechtswege bei der Maus untersucht hat, bestätigt vollauf diese Beobachtung. Nach MARSHALL tritt bei der Maus (*Mus decumanus* und *Mus musculus*) eine Sexualsaison jährlich ein, die sich jedoch in günstigen Verhältnissen auf mehrere Monate erstrecken kann. Nach einer Geburt kann die Maus sofort in der nachfolgenden Nacht wieder kopulieren und befruchtet werden (SOBOTTA). Bei Nagetieren kann auch der Einfluß der Domestikation auf das Geschlechtsleben beobachtet werden. So hat man bei wilden Kaninchen *(Lepus cuniculus)* in England konstatiert, daß die Dauer der Sexualperiode in die Zeit von Februar bis Mai fällt. Bei domestizierten Tieren aber kann die Sexualsaison das ganze Jahr hindurch dauern (HEAPE), wenn nur die Fütterungs- und Temperaturverhältnisse ganz günstig sind. Es kommen hier aber auch diöstrale[1]) Perioden vor. Bei Meerschweinchen dauert die Sexualperiode das ganze Jahr hindurch, obschon die Fertilität dieser Tiere im Sommer größer als im Winter sein soll. Das Eichhörnchen *(Sciurus vulgaris)* soll in England monöstral sein, während dasselbe Tier in Südeuropa und Algier polyöstral ist.

Bei Insectivoren begegnen wir hauptsächlich polyöstralen Tieren. So kann z. B. die Waldspitzmaus von April bis November (MARSHALL) mehrmals belegt werden, so daß in dieser Sexualsaison drei Geburten stattfinden können. Sehr interessant sind die Geschlechtsverhältnisse beim Maulwurf, bei welchem die Geschlechtstätigkeit Ende Januar beginnt und sich am stärksten im März entwickelt. Bei Talpiden kann zu jener Zeit eine Dislokation der Hoden konstatiert werden. Alljährlich vollzieht sich in der proöstralen Periode der Descensus testiculorum in den Scrotalsack, während außerhalb der Brunstzeit die Geschlechtsdrüsen intraperitoneal liegen (OVEN). Auch nimmt in dieser Zeit die Anzahl der Samenkanälchen im Hoden stark zu. Während der Sexualperiode kämpfen die Männchen miteinander, so daß oft eines von ihnen getötet wird. Die Kopulation findet im März und April statt.

Die Chiropterenordnung zeichnet sich dadurch aus, daß die Oestrumperiode sich nicht gleichzeitig mit der Ovulation vollzieht. Es ist nämlich längst bekannt (BENECKE 3b, EIMER 25b, VAN BENEDEN 3d, u. a.), daß die Fledermäuse im Herbst miteinander kopulieren. Die Oestrumperiode findet aber im Herbst statt, die Spermatozoen jedoch können nicht sofort zur Befruchtung der Eier verwendet werden, da die Ovulation erst im Frühjahr stattfindet. Während des ganzen Winterschlafes verweilen die Samenfäden in den weiblichen Geschlechtswegen in befruchtungsfähigem Zustande, und erst im Frühjahr werden die Eier aus dem Eierstock entleert und befruchtet.

Bezüglich der Carnivoren macht MARSHALL zahlreiche Angaben

1) Als Dioestrum wird in der Terminologie von HEAPE und MARSHALL eine kurze Pause in der Geschlechtstätigkeit bezeichnet, welche sich zwischen zwei Oestra einer Sexualsaison einschiebt.

über die Geschlechtsverhältnisse, die er teilweise auf eigene Untersuchungen stützt. Danach können bei dem Hund in unserem Klima zwei Oestra jährlich konstatiert werden, das erste im Frühjahr, das zweite im Herbst. Die Hündinnen sind monöstral, sie können also während jeder Sexualsaison nur einmal gebären. Je älter das Individuum ist, desto unregelmäßiger erscheinen die Termine der Brunstzeit. Im Prooestrum sind bei den Hündinnen auch an den äußeren Genitalien gewisse Aenderungen wahrnehmbar, welche von manchen Autoren als der Menstruation analoge Erscheinung betrachtet werden. Die Geschlechtsvulven schwellen dabei an, aus den Genitalwegen fließt Schleim mit Blut aus, und dieser Zustand dauert ungefähr 10 Tage. Als erfolgreichste Begattung gilt die am 11. Tage nach Beginn der oben erwähnten Erscheinungen.

Beim Fuchs sollen nach Heape (43c) jährlich zwei Brunstperioden, ähnlich wie beim Hunde, stattfinden, während Strahl (110a) angibt, daß nur eine Geschlechtssaison sich bei diesem Tiere einstellt, und zwar gewöhnlich im Februar.

Bei den Hauskatzen kommt die Sexualperiode zwei- oder dreimal jährlich vor, im Februar, Juni und Oktober (Marshall nach Spallanzani), es ist jedoch möglich, daß die Oestra sich auch öfters im Jahre einstellen (Heape). Gewöhnlich finden zwei Geburten jährlich statt. Die Katzen sind als polyöstrale Tiere zu betrachten. Die wilden Katzen haben in der Regel eine, höchstens zwei Oestralperioden im Jahre. Es ist beachtenswert, daß in der Gefangenschaft bei denselben Tieren auch in anderen Jahreszeiten die Kopulation vorkommen kann (Marshall). Bei Löwen im Freien vollzieht sich die Oestralperiode wahrscheinlich einmal im Jahre; dagegen ergaben die Beobachtungen, welche im zoologischen Garten in Dublin gemacht wurden, daß diese Tiere in Gefangenschaft sich wie Hauskatzen verhalten, daß bei ihnen zwei oder drei polyöstrale Sexualperioden jährlich vorkommen können (Marshall). Eine ähnliche Erscheinung wurde auch bei den Bären konstatiert.

Bei den Ungulaten findet man nach gründlichen Untersuchungen von Marshall zahlreiche Beispiele, daß durch Domestikation die sexuelle Tätigkeit der Tiere eventuell erhöht werden kann. Besonders deutlich tritt diese Erscheinung bei Schafen auf, welche im wilden Zustande monöstral sind und nur einmal im Jahre die Sexualsaison durchmachen, dagegen durch Domestikation zu extrem polyöstralen Tieren geworden sind. So konnte man bei *Ovis tragelaphus* im zoologischen Garten feststellen, daß die Tiere nur einmal im Jahre die Brunstperiode durchmachen. Bei domestizierten Rassen konnten dagegen die Züchter beobachten, daß die Schafe mehrmals jährlich begattet und befruchtet werden können. Den Kulminationspunkt in dieser Richtung erreichen die australischen Merinos, welche das ganze Jahr hindurch geschlechtstätig sind.

Bei verschiedenen Rindvieharten wurde ebenfalls Zunahme der Fertilität nach der Domestikation konstatiert; monöstrale Tiere werden dadurch zu polyöstralen (Heape).

Die Stute ist polyöstral. Die Sexualsaison vollzieht sich im Frühjahr und in den ersten Sommermonaten. Das Oestrum dauert stets ungefähr eine Woche und wiederholt sich mehrmals nach diöstralen, ungefähr dreiwöchentlichen Pausen. Der Elefant ist in der Gefangen-

schaft polyöstral. Die Sexualperioden sollen sich alle zwei Jahre wiederholen.

Die Primaten zeichnen sich nach MARSHALLS Angaben durch sehr verschiedene Geschlechtsverhältnisse aus. Bei Gorillen und Schimpansen sollen genau bestimmte Geschlechtsperioden vorkommen, dasselbe bezieht sich nach HEAPE auf *Semnopithecus entellus* und *Macacus rhesus*, obschon die Termine der Geschlechtsperiode variieren je nach dem Lande, in welchem die Tiere leben. Bei diesen Arten tritt, wie die Beobachtungen im zoologischen Garten erweisen, im Prooestrum eine Reihe von Erscheinungen auf, welche der Menstruation analog sind (POCOCK, 91a, HEAPE, 43a, b). Es ist aber sehr interessant, daß diese menstruationsartigen Erscheinungen nicht nur in der eigentlichen Geschlechtssaison vorkommen, sondern sich kontinuierlich in monatlichen Zeitabständen das ganze Jahr hindurch wiederholen. Die Befruchtung dagegen und der Beginn der Schwangerschaft soll nur in östralen Perioden stattfinden können. Beim Menschen vollzieht sich die Geschlechtstätigkeit bekanntlich das ganze Jahr hindurch mit monatlichen diöstralen Ruheperioden; wie aber aus den Erwägungen von WESTERMARCK (118b) hervorzugehen scheint, hat früher die Begattung in gewissen Zeitperioden des Jahres stattgefunden. HEAPE zitiert eine Reihe von Angaben, nach denen bei manchen Völkern die Kinder noch jetzt in bestimmten Zeitperioden geboren werden, so daß daraus auch der Schluß zu ziehen wäre, daß die Begattung resp. die erfolgreiche Begattung in bestimmten Jahresperioden sich vollziehen sollte.

Die akzessorischen Drüsen des männlichen Geschlechtsapparates der Säugetiere und die Begattung.

Das Wenige, was uns über die Rolle der akzessorischen Drüsen des Geschlechtsapparates bekannt ist, habe ich bereits oben (p. 610—612) besprochen. Hier möchte ich nur dasjenige hervorheben, was im innigsten Zusammenhang mit dem Begattungsakte der Säugetiere steht. Die Vesiculae seminales wurden lange als Reservoire betrachtet, in denen sich der Samen vor der Ejakulation sammelt. Diese Anschauung scheint jedoch nicht berechtigt zu sein und besonders scheinen ihr die Versuchsresultate von LODE zu widersprechen, welcher nach einseitiger Kastration junger Tiere das weitere Wachstum derjenigen Samenblase konstatieren konnte, welche an der Operationsseite lag. Diese Samenblase füllte sich mit der für die Vesiculae charakteristischen Flüssigkeit. Die Resultate von LODES (72a) Experimenten wie auch die Beobachtungen von KAYSER (56a), welcher nachgewiesen hat, daß die Wandungen der Samenblasen ein eiweißartiges Sekret liefern, sprechen entschieden dafür, daß wir es hier mit einem Drüsenapparat zu tun haben. Den Samenblasen schrieb man eine spezielle Bedeutung für die Begattungsprozesse zu. TARCHANOFF (112) hat auf Grund seiner Beobachtungen an Fröschen die Meinung ausgesprochen, daß die Füllung, welche während der Brunstzeit bei diesen Tieren stattfindet, als Auslösungsmoment des Geschlechtstriebes betrachtet werden kann. Die Resultate der TARCHANOFFschen Beobachtungen hat man auch auf Säugetiere ausgedehnt. Rationell durchgeführte spätere Versuche haben jedoch diese Ansicht nicht bestätigt.

Die Erforschung der Frage, ob die Samenblasen, resp. deren Füllung wirklich den Geschlechtstrieb der Männchen reguliert, verdanken wir E. Steinach (110), welcher dieses Problem an weißen Ratten studierte, indem er durch Exstirpation der Samenblase deren Begattungstüchtigkeit prüfte. Aus dem Verhalten der operierten Rattenmännchen ergab sich, daß „der Geschlechtstrieb und das Begattungsvermögen in keiner Weise an die Integrität der Glandulae vesiculares gebunden sind".

Es wurde auch die Ansicht ausgesprochen, daß in den Samenblasen die Resorption des Samens stattfindet, der bei der Ejakulation nicht entleert wird. Gegen diese Anschauung hat jedoch Nagel (81a) gewisse Bedenken erhoben. Der letztgenannte Autor ist der Meinung, daß wir darauf verzichten müssen, die Samenblasen und ihr Sekret bei verschiedenen Säugetierordnungen als funktionell gleichwertige Gebilde aufzufassen. Abgesehen von denjenigen Tieren (*Rodentia*), bei denen das Sekret der Samenblasen zur Bildung des Vaginalpfropfes (vgl. unten) beiträgt, muß das Zäh- und Klebrigwerden des Samens durch die Beimengung des Samenblasensekretes als eine wichtige Rolle dieser akzessorischen Drüsen für den Begattungsakt betrachtet werden.

Die Prostata gehört zu denjenigen Drüsen, deren Funktion mit der Geschlechtstätigkeit innig verbunden ist. Ich habe bereits oben (vgl. p. 611 u. 612) über die physiologische Bedeutung ihres Sekretes berichtet und zwar über die Untersuchungen von Walker, Steinach, Camus und Gley (l. c. p. 643) u. a.; hier möchte ich nur hinsichtlich der Begattungsverhältnisse erwähnen, daß Serrabach und Parès (96a), auf Grund ihrer Versuche an Hunden zu dem Schluß gelangen, daß der Prostatadrüse die Funktion der inneren Sekretion zukommt, und daß ihre Hormone die Tätigkeit der Hoden, d. i. die Spermatozoenproduktion und die Aktion der Geschlechtswege, d. i. die Spermaejakulation regulieren. Die von den Autoren durchgeführte Exstirpation der Vorsteherdrüse hatte die Hemmung der Produktion der Samenfäden zur Folge, die jedoch durch Verabreichung von Prostataglyzerinextrakten beseitigt werden konnte.

Der innige Zusammenhang der Prostatafunktion mit der Geschlechtstätigkeit ist aus den Beobachtungen von Griffith (42b) zu ersehen: beim Igel und Maulwurf, die sich durch ausgesprochene Geschlechtstätigkeit auszeichnen, sind die zyklischen Veränderungen in der Hodenstruktur von Reduktionen resp. Zunahme des Prostatagewebes begleitet. Andererseits wurde festgestellt, daß die Kastration beim Menschen die Atrophie der Vorsteherdrüse herbeiführt.

Auf welche Weise das Prostatasekret die Spermaejakulation reguliert, ist noch nicht ermittelt worden.

Die physiologische Funktion der Cooperschen Drüsen ist bisher noch nicht erkannt worden, von Nagel wurde die Vermutung ausgesprochen, daß diese Drüsen nicht ausschließlich im Dienste der Geschlechtstätigkeit stehen, da sie bei Eunuchen nicht stark reduziert sind.

Erektion des Kopulationsorganes.

Der Begattungsvorgang bei Säugetieren wird durch einen Prozeß eingeleitet, der als Vorbereitung des männlichen Kopulationsorganes

zum Geschlechtsakt aufzufassen ist und welcher als Erektion des Penis bezeichnet wird. Bei der Erektion nimmt das männliche Geschlechtsglied an Volumen zu, seine Konsistenz wird fester, seine Gestalt verändert sich und durch diesen Zustand gewinnt der Penis die Eigenschaften, welche es ermöglichen, die weiblichen Schamlippen und die Scheide auseinanderzudrängen.

Die ganze Struktur des männlichen Geschlechtsgliedes ist der Ermöglichung dieser Zustandsänderungen angepaßt, da der Hauptbestandteil dieses Organes das Schwellgewebe bildet, aus welchem die Corpora cavernosa (zwei Corpora cavernosa penis und ein Corpus cavernosum urethrae) zusammengesetzt sind.

Nun ist es eine allgemeine Eigenschaft des Schwellgewebes, daß es sich leichter füllt, als entleert. Außerdem muß noch der vermehrte Zufluß des Blutes durch die Arterien und der behinderte Abfluß durch die Venen in Betracht gezogen werden. Zur Behinderung des Venenabflusses bei eingeleiteter Erektion wirken nach WALDEYER (115a, p. 368) mehrere Momente zusammen: der Druck auf die Vena dorsalis penis durch die Pressung derselben an die Schambogen bei erigiertem Gliede sowie auch die gespannte Haut des Gliedes, ferner die Kontraktion des Musculus trigoni urogenitalis; endlich wird bei der Schwellung der Corpora cavernosa auch der Rückfluß durch die Venae circumflexae gehemmt sein müssen. WALDEYER hält auch die Anschauung von KÖLLIKER für höchst wahrscheinlich, daß während der Erektion die glatten Muskeln der Corpora cavernosa erschlaffen. Die Kontraktion dieser glatten Muskulatur am Ende des Erektionszustandes wird die Entleerung des Blutes aus den Schwellkörpern und die Zurückversetzung des Penis wieder in den erschlafften Zustand zur Folge haben.

NAGEL (81a) weist bei der Erwägung des Erektionsmechanismus darauf hin, daß man an völlige Absperrung des venösen Abflusses bei der Erektion schon deshalb keinesfalls denken darf, weil im Zustande des sogenannten Priapismus der Penis stundenlang erigiert bleibt und bei völliger Blutstockung gangränös werden müßte. Für die Beurteilung des Anteiles des arteriellen und des venösen Blutes ist auch der von EXNER hervorgehobene Umstand von Belang, daß nämlich die Temperatur des Penis bei der Erektion zunimmt und daß das Glied dabei nicht cyanotisch wird, was für gesteigerten Blutzufluß und beschleunigten Blutumlauf spricht. Nach NAGEL kann auf Grund der bisherigen Erfahrungen bestimmt behauptet werden, „daß Stauung durch Venenkompression nicht die Hauptursache für die Anschwellung und Verhärtung des Penis ist. Andererseits kann man aber auch nicht mit Sicherheit eine gewisse untergeordnete Beteiligung dieses Momentes ausschließen“ (NAGEL, 81a, p. 67).

Die Erektion des Penis ist bei gewissen Säugetierarten, wie *Marsupialia*, *Rodentia*, von einer Umkrempelung eines Hautsackes begleitet, so daß im erigierten Zustande der Penis von der Haut bedeckt ist, welche sonst eine Falte, einen Sack bildet, innerhalb dessen das Geschlechtsglied liegt.

Bei der Ruminantiengruppe — besonders deutlich tritt dies beim Schaf auf — wird der Penis durch einen dünnen fadenartigen Fortsatz verlängert, welcher ebenfalls an dem Erektionsprozeß teilnimmt (MARSHALL, 72b). Dieser Fortsatz ist aus Schwellgewebe aufgebaut, und MARSHALL, welcher dieses Organ speziell beim Schafe untersucht hat, be-

trachtet es als Fortsetzung des Corpus cavernosum urethrae. Beiderseits im Schwellgewebe liegen die aus faserigem Knorpel gebauten Leistchen, welche gleichsam ein Gerüst dieses Organes bilden. Marshall ist der Meinung, daß dieser Penisfortsatz, welcher sich auch an der Erektion beteiligt, bei dem Begattungsakt in das Os uteri eingeführt wird. Er schreibt auch diesem Umstande große Bedeutung hinsichtlich der Ermöglichung der Befruchtung zu und zitiert die mündlichen Angaben von Prof. Wallace, nach welchen in Schottland die Amputation dieses Penisfortsatzes als Methode verwendet wird, um bei bestimmten Männchenindividuen Sterilität hervorzurufen.

Der Erektionszustand ist als eine Reflexerscheinung zu betrachten, und die Zentren dieses Reflexes finden sich nach den übereinstimmenden Literaturangaben in der unteren Partie des Lendenmarkes. Aber auch eine Einwirkung des Gehirns auf die Hervorrufung der Erektion muß angenommen werden. Mit diesem Problem des Einflusses des Nervensystems auf die Erektion, welche mehr zur Physiologie des Nervensystems gehört und bereits eine sehr umfangreiche Literatur hat, können wir uns hier nicht näher befassen.

Der Verlauf des Begattungsprozesses bei Säugetieren.

Ueber den Verlauf des Begattungsprozesses bei den Säugetieren berichtet am gründlichsten U. Gerhardt (38), welcher in einer besonderen Arbeit seine gediegenen, an reichem zoologischem Material durchgeführten Beobachtungen beschreibt und dieselben durch Literaturhinweise ergänzt. Zum größten Teil stützen sich die unten angeführten Bemerkungen auf diese Arbeit von Gerhardt (38). Bei der Begattung wird bekanntlich bei allen Säugetieren der Penis in die weibliche Scheide eingeführt, was entweder nach erfolgter Erektion, oder während derselben geschieht. Die Erektion erreicht bei gewissen Säugern (Pferd, Tapir, Mensch) ihr Maximum schon vor dem Beginn der Begattung, bei anderen Tieren dagegen beginnt die Kopulation, wenn der Penis eben erst anfängt sich zu erigieren. Bei Arten mit spitzem Penisende geht es am leichtesten (Walen, Katzen, Stier), schwerer dagegen in solchen Fällen, wo eine größere Eichel existiert. Gewöhnlich erfolgt im letzteren Fall die Erektion der Glans erst in der Vagina.

Die Penisknochen, welche sich bei gewissen Säugetieren (*Rodentia*, *Carnivora*, *Chiroptera*) befinden, dienen als Stützorgan der Rute und erleichtern das Eindringen derselben in die Vagina. Bei den Sciuriden hat Gilbert (39) nachgewiesen, daß während der Brunst die Haut des Penis reißt, so daß dann das Os penis mit seiner hakenförmigen Spitze frei an der Oberfläche der Glans hervorragt. Die physiologische Bedeutung dieser Knochen wurde bisher experimentell nicht untersucht. Aus den gründlichen morphologischen Studien, Gilberts scheint hervorzugehen, daß die Knochen zur Erhöhung der Rigidität des Penis bei der Erektion dienen; sie bilden die Bestandteile der Glans, also des vordersten Teiles des männlichen Begattungsorganes, welche bei der Immissio penis den Scheideneingang auszuweiten hat. Dazu ist die konische Form am geeignetsten, und die Knochen im Penis tragen dazu bei, diese konische Form der Eichel zu fixieren. Es handelt sich weiter auch darum, daß durch den Penis das Sperma möglichst weit in die weiblichen Geschlechtswege hinein-

gebracht werde. Die Ossa priapi haben oft eine solche Gestalt, welche diese Rolle des männlichen Begattungsorganes erleichtern, besonders wenn sie schaufelförmig oder mandolinenförmig sind und sich in eine Knorpelhaube verlängern. Endlich können die Ossa priapi bei denjenigen Tieren, bei denen sie hakenförmige Spitzen zeigen (*Sciurus*) und bei der Erektion hervorgedrückt werden, als Einrichtung betrachtet werden, welche als Reizmittel zur Erhöhung des Geschlechtsgenusses dienen.

Bei Caviaden und *Dipus* sind an der Penisoberfläche Vorsprünge oder Stacheln wahrnehmbar, welche ebenfalls zur Reizung der Vaginalschleimhaut dienen (Gerhardt). Die Stellung, welche die beiden Partner bei der Kopulation einnehmen, ist mit einigen Ausnahmen bei den Säugern die gleiche. Das männliche Tier besteigt das Weibchen und umfaßt es mit den Vorderbeinen. Das Weibchen steht in der Regel während des Coitus. Gerhardt (38) hat durch eigene Beobachtung festgestellt, daß bei *Genetta*, *Viverra* und bei den Schleichkatzen das Weibchen sich bei der Kopulation auf den Bauch legt und das Männchen darüber hinwegtritt, „so daß es auf dem Boden hockt und das Weibchen zwischen seinen vier Füßen hat. Dann wird der Penis schräg von oben und hinten in die Vulva eingeführt, die das Weibchen durch Einbiegen des Kreuzes möglichst nach oben kehrt.“

Die Kopulation bei den Nagern wurde von J. Sobotta (108) bei der Maus beschrieben. Die Begattung findet bei diesen Tieren stets in der Nacht statt. Es ist beachtenswert, daß die Brunst bei der Maus und beim Kaninchen unmittelbar nach dem Wurf auftritt und die Weibchen den Bock unmittelbar nach dem Wurfe zulassen. Die Begattung dauert bei der Maus kaum 1 Minute, nach vollzogenem Coitus fällt der Bock „auf die Seite, das Weibchen mit sich ziehend, und beide Tiere verharren dann einige Augenblicke in dieser Lage wie in Erstarrung“ (Sobotta, 108a, p. 33). Sehr charakteristisch ist für die Nager die Bildung eines Vaginalpfropfes nach vollzogenem Begattungsakte. Diese Erscheinung beschrieb zuerst F. Lataste (65, 66) genauer bei *Pachyuromys Duprasi*, fand sie dann auch bei den Nagern, bei denen sie schon vorher von Bischoff und Bergmann und Leuckart beobachtet worden war. Ich gebe hier (Fig. 187) eine Reproduktion dieses Vaginalpfropfes nach der Arbeit von Lataste an. Was die Genese dieses Gebildes anbetrifft, so hat Lataste (65, 66) mehrere Argumente zusammengestellt, welche dafür sprechen, daß der Vaginalpfropf sich aus dem Sekret der Samenblasendrüsen bildet, sodann jedoch, nachdem er eine Zeitlang in der Scheide verweilt hat, durch das Sekret der Scheidendrüsen verstärkt wird. Die Bedeutung, welche dem Vaginalpfropf bei der Befruchtung zugeschrieben wird, besteht nach den Angaben mancher Autoren darin, daß ein solcher Pfropf den Spermatozoen, welche bei der Begattung in den weiblichen Geschlechtstraktus injiziert werden, den Weg aus der Vagina nach außen verschließt, Lataste ist dagegen der Meinung, daß der Pfropf die Aufgabe hat, die Spermatozoen



Fig. 187. Vaginalpfropf eines Nagers. (Nach Lataste, 66.)

weiter gegen das Os uteri zu verschieben. Der Pfropf wirkt dabei wie ein Pumpenstempel. Lataste hebt hervor, daß diese Aufgabe durch die Klebrigkeit des Pfropfes sehr erleichtert wird, da er genau die Vaginalwände verschließt.

Nach den Angaben von Lataste, welche auch von A. Tafani (111) bestätigt und erweitert wurden, wird der Pfropf später aus der Scheide entleert, nachdem er erweicht ist, und zwar zuerst nur an der Peripherie. Die Entleerung des Pfropfes erfolgt bei der Maus frühestens 20, spätestens 30 Stunden nach der Begattung (Sobotta), beim Meerschweinchen soll der Vaginalpfropf schon nach 4—$9^1/_2$ Stunden entfernt werden.

Eine Eigentümlichkeit des Begattungsprozesses bei den Caniden ist das „Hängen" der beiden Partner nach vollzogenem Coitus, was darin seinen Grund hat, daß die Peniseichel bei diesen Tieren (Hund, Wolf usw.) in der Vagina stark schwillt und nach beendeter Kopulation nicht sofort herausgezogen werden kann. Die Angaben, daß das „Hängen" der kopulierenden Tiere für die Befruchtung notwendig ist, haben sich als vollkommen unrichtig erwiesen (vgl. Gerhardt, 38, p. 110). Von Marshall wurde angegeben, daß beim Schaf das Sperma durch den wurmförmigen Penisanhang in den Uterusmund eingeführt wird. Schmaltz (97) und Gerhardt halten diese Angabe für sehr unwahrscheinlich.

Der Coitus in der Lage, daß Bauch gegen Bauch gewendet ist, soll bei den Walen, Sirenen, beim Igel und Biber vorkommen.

Während des Begattungsaktes findet die Ejaculatio seminis statt, welche bei verschiedenen Säugern unter mannigfaltigen Umständen verläuft. Gerhardt gibt an, daß bei Känguruhs und braunen Bären sich die Ejakulation während des zirka $^3/_4$ Stunden dauernden Begattungsprozesses mehrmals wiederholt und sich durch äußerst heftige Konvulsionen des gesamten Hinterkörpers offenbart. Bei anderen Tieren findet während der Kopulation nur eine Spermaejakulation statt, welche oft von Friktionsbewegungen, rhythmischen Kontraktionen der Dammuskulaltur, Bewegungen des Schwanzes usw. begleitet wird. Der Mechanismus der Spermaejakulation wurde schon oben (vgl. p. 613) genauer besprochen, es genügt hier die Erwähnung, daß nach Walker (l. c. p. 648) die Ejakulation des Samens bei Säugetieren durch Verkürzung des Samenleiters erfolgt, welcher eine Kontraktion der Längsmuskulatur zugrunde liegt.

Was die Dauer des Begattungsaktes betrifft, so ist sie bei verschiedenen Säugern sehr verschieden. Nach Disselhorst (24a) soll in dieser Hinsicht das Vorhandensein einer Ampulle am Vas deferens maßgebend sein. Disselhorst weist nämlich darauf hin, daß die Ampulle des Samenleiters ein wirkliches Receptaculum seminis ist und bei allen in der Brunst getöteten Tieren Spermaballen enthält. Tiere, denen die Ampulle fehlt, wie Hund, Kater, Eber, haben eine ungewöhnlich lange Kohabitationsdauer, bei denjenigen Tieren dagegen, bei denen die Ampulle des Samenleiters stark entwickelt ist (*Bos*, *Ovis*, Equidae, Rodentia) ist die Coitusdauer sehr kurz.

Literatur.

(Kapitel IV. J. (1. u. 2.) Besamung und Begattung.)

1. **Andrews, E. A.**, *Conjugation in the Crayfish Cambarus affinis. Journ. of exper. Zool., Vol. 9 (1910).*
2. **Balbiani, E.**, *Note sur les antennes servant aux insectes pour les recherches des sexes. Ann. de la Soc. entom. France, Sér. 4 T. 6 (1866).*
3. **Banks, N.**, *A treatise on the Acarina, or Mites. Proceed. of the Unit. Stat. Nation Museum, Vol. 28 (1904).*

3a. **Bauhoff, J.**, *Die Begattung der griechischen Schildkröte. Zool. Garten, Jahrg. 32 (1891).*

3b. **Benecke**, *Ueber Reifung und Befruchtung des Eies bei den Fledermäusen. Zool. Anz., Bd. 2 (1879).*

3c. **van Beneden**, *Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les Cheiroptères. Arch. de Biol., T. 1 (1880).*

4. **Bergmann, W.**, *Ein Receptaculum seminis bei Octopus de Filippi und einige biologische Beobachtungen. Sitz.-ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1903.*
5. **Berndt, W.**, *Zur Biologie und Anatomie von Alcippe lampas Hancock. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 74 (1903).*
6. **Bolau, H.**, *Ueber die Paarung und Fortpflanzung der Scyllium-Arten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 35 (1880).*

6a. **Blanchard, E.**, *L'organisation du règne animal, 1853.*

7. **Boas, J. E.**, *Spolia atlantica. Bidrag til Pteropodernes. Morfologi og Systematik samt til Kundskabenom deres geografiske Udbredelse, Kjöbenhavn 1886.*
8. **Boutan, L.**, *Recherches sur l'anatomie et développement de la Fissurella. Arch. de Zool. expér. et génér., Sér. 2 T. 3 (1886).*
9. **Brandes, G.**, *Die Begattung der Hirudineen, Stuttgart 1901.*
10. — *Zur Begattung der Dekapoden. Biol. Ctbl., Bd. 17 (1907).*
11. **Braun, M.**, *Vermes. Cestodes. In Bronns Kl. u. Ordn. d. Tierreiches, Bd. 4, Abt. 1b, Leipzig, Winter, 1894—1900.*
12. — *Vermes. Trematodes. Ebenda, Bd. 4, Abt. 1a.*
13. **Brinkmann, A.**, *Studies over Danmarks rhabdocöle og acöle Turbellarier. Vidensk. Meddel. fra den Naturh. Foren. i Kjöbenhavn 1905, Kjöbenhavn 1906.*

13a. **Brongniart, Ch.**, et **Gaubert**, *Fonctions de l'organe pectiniforme des Scorpions. Compt. rend. Ac. des Sc. Paris, T. 113 (1891).*

14. **Brumpt, E.**, *Reproduction des Hirudinées. Mém. de la Soc. Zool. de France, T. 13 (1900).*
15. **Bürger, O.**, *Nemertini (Schnurwürmer). In Bronns Kl. u. Ordn., Leipzig, Winter 1897—1900.*
16. **Campbell, F. M.**, *On a probable case of parthenogenesis in the Housespider (Tegenaria Guyonii). Journ. Linn. Soc. London, Vol. 16 (1883).*
17. **Cano, G.**, *Morfologia dell'apparecchio sessuale femminile, glandole del cemento e fecondazione nei Crostacei Decapodi. Mitteil. d. zool. Station in Neapel, Bd. 9 (1889).*
18. **Caullery, M.**, et **Lavallée, E.**, *La fécondation et le développement de l'oeuf des Orthonectides. I. Rhopalura Ophiocomae. Arch. de Zool. expér. et génér., Sér. 4 T. 8 (1908).*
19. — et **Mesnil**, *Recherches sur les Orthonectides. Arch. d'Anat., T. 4 (1901).*
20. **Chun, C.**, *Ueber die Geschlechtsverhältnisse der Cephalopoden. Zool. Anz., Bd. 29 (1906).*
21. **Clerc, W.**, *Notes sur les Cestodes d'oiseaux de l'Oural. III. Ctbl. f. Bakt., Parasitenk. u. Infektionskr., Abt. 1, Bd. 43 (1907).*
22. **Cohn, F.**, *Ueber die Fortpflanzung der Rädertiere. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 7 (1856).*
23. **Coste, P.**, *On the habits and reproduction of some marine animals. Crustacea. Ann. of Nat. Hist., Ser. 3 Vol. 2 (1858).*
24. **Damin, N.**, *Ueber Parthenogenesis bei Spinnen. Verhandl. d. Zool.-bot. Ges. in Wien, Bd. 43 (1893).*

24a. **Disselhorst, R.**, *Ausführapparat und Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane. In Oppels Lehrbuch der vergleichenden Anatomie des Menschen, Jena 1904.*

25. **Doflein, F.**, *Lehrbuch der Protozoenkunde, 3. Aufl., Jena, Fischer, 1911.*

25a. **Duvernoy, M.**, *Fragments sur les organes de génération. (Les spermatophores dans la Sepiole.) Mém. Acad. Sc. Inst. de France, T. 23 (1853).*

25b. **Eimer**, *Ueber die Fortpflanzung der Fledermäuse. Zool. Anz., Bd. 2 (1879).*

26. **Eisig, H.**, *Capitelliden. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel, No. 16 (1887).*

27. **Escherich, K.**, *Die Ameise, Braunschweig 1906.*
28. — *Die Termiten oder weißen Ameisen, Leipzig 1909.*
29. **Féré, Ch.**, *Expériences relatives aux rapports homosexuels chez les Hannetons. Compt. rend. Soc. Biol., Sér. 10 T. 5 (1898).*
30. — *Expériences relatives à l'instinct sexuel chez Bombyx mori. Ebenda.*
31. **Fischer-Sigwart, H.**, *Biologische Beobachtungen an unseren Amphibien. I. Der Taufrosch, Rana fusca Roesel. Nach gesammelten Tagebuchnotizen. Vierteljahrschrift d. Naturf. Ges. in Zürich, Jahrg. 42 (1897).*
32. **Forel, A.**, *Les fourmis de la Suisse, Zürich 1874.*
33. **Foot, K.**, *The coccons and eggs of Allobophora foetida. Journ. of Morph., Vol. 14 (1908).*
34. **Fraipont, J.**, *Polygordius. Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel, Monogr. 14, Berlin 1887.*
35. **Fuhrmann, O.**, *Die Turbellarien der Umgebung von Basel. Rev. suisse de Zool., T. 2 (1894).*
36. **Gardiner, E. G.**, *The growth of the ovum formation of the polar bodies, and the fertilization in Polychoerus caudatus. Journ. of Morph., Vol. 15 (1898).*
37. **Gaupp, E.**, *A. Eckers und Wiedersheims Anatomie des Frosches, 3. Aufl., 1896 — 1904.*
38. **Gerhardt, U.**, *Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den Kopulationsorganen der Wirbeltiere, insbesondere der Amnioten. Ergeb. d. Zool., Bd. 1 (1909).*
38a. — *Ueber die Begattung der Zahnschnäbler. Zool. Gart., Jahrg. 45 (1909).*
38b. — *Zur Morphologie des Wiederkäuerpenis. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1906.*
38c. — *Zur Morphologie des Kopulationsorganes der Ratiten. Ebenda, 1907.*
38d. **Giard, A.**, *Sur l'hermaphroditisme temporaire et les diverses phases sexuelles successives d'un certain nombre d'animaux parasites. Trav. de la Station zool. Wimereux, T. 5 (1887).*
39. **Gilbert, Th.**, *Das Os priapi der Säugetiere. Morph. Jahrb., Bd. 18 (1895).*
40. **Goltz, F.**, *Einige Versuche über den Nervenmechanismus, welcher während der Begattung der Frösche tätig ist. Ctbl. f. d. med. Wiss., Jahrg. 30 (1865).*
41. — *Weitere Versuche über den Nervenmechanismus, welcher bei der Begattung der Frösche tätig ist. Ebenda, Jahrg. 47 (1866).*
42. **v. Graff, L.**, *Vermes. Turbellaria. In Bronns Kl. u. Ordn. d. Tierreiches, Bd. 4, Abt. 1, Leipzig, Winter 1904—1908.*
42a. **Grassi, B.**, e **Sandias, A.**, *Constituzione e sviluppo della società dei Termitidi. Atti Acad. Gioenia, Vol. 6 (1893).*
42b. **Griffiths**, *Observations on the function of the prostate-gland in man and the lower animals. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 24 (1890).*
42c. **Guiart, J.**, *Contributions à l'étude des Gastéropodes opisthobranches et en particulier des Céphalopodes. Thèses de l'Université de Paris, Lille 1901.*
43. **Hamburger, C.**, *Das Männchen von Lacinularia socialis Ehrbg. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 86 (1907).*
43a. **Heape**, *The menstruation of Semnopithecus entellus. Phil. Trans. B., Vol. 185 (1894).*
43b. — *The menstruation and ovulation of Macacus rhesus. Ebenda, Vol. 188 (1897).*
43c. — *The sexual season. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 44 (1901).*
43d. **Heath, H.**, *The habits of California Termites. Biol. Bull., Vol. 4 (1903).*
43e. **Hecht, E.**, *Contribution à l'étude des Nudibranches. Mém. de la Soc. zool. de France, T. 8 (1895).*
44. **Henneguy, L. F.**, *Les insectes, Paris 1904.*
45. **Hering, E.**, *Zur Anatomie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurmes. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 8 (1857).*
46. **Hertwig, R.**, *Lehrbuch der Zoologie, 9. Aufl., Jena, Fischer, 1910.*
47. **Hescheler, K.**, *Mollusca in A. Langs Lehrb. d. vergl. Anat. d. wirbellosen Tiere, 2. Aufl., Jena 1900.*
48. **Heymons, R.**, *Biologische Beobachtungen an asiatischen Solifugen nebst Beiträgen zur Systematik derselben. Anh. Abh. d. Akad. d. Wiss. in Berlin, 1901.*
49. **Holmes, S. J.**, *Sex recognition among Amphipods. Biol. Bull., Vol. 5 (1903).*
50. **Huber, O.**, *Mitteilungen zur Kenntnis der Kopulationsglieder bei den Selachiern. Anat. Anz., Bd. 19 (1901).*
51. **v. Ihering, H.**, *Morphologie und Systematik des Genitalapparates von Helix. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 54 (1892).*
52. **Ikeda, S.**, *Notes on the breeding habits and development of Rhacophorus Schlegelii. Annot. Zool. Japon. Vol. 1 (1897).*
53. **Jacob, E.**, *Die Begattung des Erdsalamanders. Bl. Aquarien- und Terrarienkunde, Bd. 10 (1899).*

54. **Jourdain, S.**, *Sur l'accouplement pseudo-larvaire de quelques Sarcoptides plumicoles. Compt. rend. de l'Acad. de Paris, T. 124 (1897).*

55. **Jungersen, F. E.**, *Ueber die Bauchflossenanhänge (Kopulationsorgane) der Selachiermännchen. Anat. Anz., Bd. 14 (1898).*

56. **Kammerer, P.**, *Ueber den Kopulationsakt der Erdmolche (Salamandra Laur.). Zool. Anz., Bd. 52 (1908).*

56a. **Kayser**, *Untersuchungen über die Bedeutung der Samenblasen. Inaug.-Diss. Berlin, 1889.*

57. **Keferstein. W.**, *und* **Ehlers, E.**, *Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse von Helix pomatia L. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 10 (1860).*

58. **Koenike, F.**, *Beitrag zur Kenntnis der Hydrachnidengattung Midea Bruzelius. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 35 (1880).*

59. — *Seltsame Begattung unter den Hydrachniden. Zool. Anz., Jahrg. 14 (1891).*

60. **Kollmann, J.**, *Die Cephalopoden in der zoologischen Station des Dr. Dohrn. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 26 (1875).*

61. **Korschelt,** *und* **Heider**, *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena, Fischer, 1902—1910.*

62. **Kovalevsky, A.**, *Phénomènes de la fécondation chez l'Holobdella algira. Mém. de la Soc. zool. de France, T. 13 (1900).*

62a. **Kwietniewski, C.**, *Contribuzioni alla conoscenza anatomo-zoologica degli Pteropodi gimnosomi del Mare Mediterraneo, Roma 1903.*

63. **Lang, A.**, *Die Polycladen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Flora und Fauna des Golfes von Neapel, Monogr. 11, Berlin 1884.*

64. — *Ueber Vorversuche zu Untersuchungen über Varietätenbildung von Helix hortensis Müller und Helix nemoralis L. Festschr. z. 70. Geburtstag E. Haeckels, Jena 1904.*

65. **Lataste, F.**, *Sur le bouchon vaginal du Pachyuromys Duprasi Lataste. Zool. Anz., Bd. 5 (1881).*

66. — *Sur le bouchon vaginal des Rongeurs. Ebenda, Bd. 6 (1883).*

67. **Latzel, R.**, *Die Myriopoden der österreich. ungarischen Monarchie, 2. Hälfte, Wien, A. Hölder, 1884.*

68. **van Leeuwen, W.**, *Ueber die Aufnahme der Spermatophoren bei Salamandra maculosa Laur. Zool. Anz., Bd. 31 (1907).*

69. **Leuckart-Brandes**, *Die Parasiten des Menschen, 2. Aufl., Leipzig 1886—1901.*

70. **v. Linstow, O.**, *Ueber Ichthyonema sanguinea. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 40 (1874).*

71. — *Helminthologische Mitteilungen. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 48 (1896).*

72. — *Ueber eine neue Art der Copula bei Distomeen. Zool. Anz., Bd. 28 (1904).*

72a. **Lode**, *Experimentelle Beiträge zur Physiologie der Samenblasen. Sitz.-ber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien, III. Kl., Bd. 104 (1895).*

72b. **Marshall, F.**, *The copulatory organ in the sheep. Anat. Anz., Bd. 20 (1901).*

72c. — *and* **Jolly**, *Contributions to the physiology of mammalian reproduction. The oestrous cycle in the dog. Phil. Trans. Bipl., Vol. 198 (1905).*

72d. — *The physiology of reproduction. New York, Bombay and Calcutta, Longmans, Green and Co., 1910.*

73. **Marchand, W.**, *Studien über Cephalopoden. Der männliche Leitungsapparat der Dibranchiaten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 86 (1907).*

74. **Mac Cook, H. C.**, *American Spiders and their spinning work, Philadelphia 1890.*

75. **Maupas, E.**, *Modes et formes de reproduction de Nématodes. Arch. de Zool. expér., Sér. 3 T. 8 (1900).*

76. **Meisenheimer, J.**, *Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorgangs und der Eiablage von Helix pomatia. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol., Bd. 25 (1907).*

76a. **Milne-Edwards, H.**, *Les spermatophores des Cephalopodes. Ann. Sc. nat., (2) T. 18 (1842).*

77. **Montgomery, Th. H.**, *Studies on the habits of spiders, particulary those of the Mating period. Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia, Vol. 55 (1903).*

78. — *On parthenogenesis in Spiders. Biol. Bull., Vol. 13 (1907).*

79. — *Further studies on the activities of Araneads. Proc. Ac. N. Sc. Philadelphia, Vol. 61 (1910).*

79a. **Mortensen**, *Die Begattung der Lacerta vivipara. Zool. Anz., Jahrg. 10 (1887).*

80. **Moquin-Tandon, G.**, *Recherches anatomiques sur l'Ombrelle de la Méditerranée. Thèse Paris, 1870.*

81. **Müller, G. W.**, *Die Ostracoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel. Monogr. 21 (1894).*

81a. **Nagel, W.**, *Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane. In Nagels Handb. d. Physiol. d. Menschen, Bd. 2, Braunschweig 1897.*
82. **Nierstrass, H. F.**, *Die Amphineuren. Ergeb. d. Zool., Bd. 1 (1901).*
83. **Ortmann, A. E.**, *Arthropoden. In Bronns Kl. u. Ordn., Bd. 5 Abt. 2, 1901.*
83a. **Owen**, *Anatomy of Vertebrates, London 1866.*
83b. **Peckam, George**, and **Elizabeth. G.**, *Observations on sexual selection. Spiders of the family Attidae. Occasional papers of the Nat. Hist. Soc. of Wisconsin, Milwaukee, Vol. 1 (1889).*
84. **Petri, K.**, *Die Kopulationsorgane der Plagiostomen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 30 (1878).*
85. **Pfeiffer, C.**, *Naturgeschichte deutscher Land- und Süßwassermollusken, Abt. 3, Weimar 1828.*
86. **Philippi, E.**, *Spermatophoren bei Fischen. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 17. Vers., 1907.*
87. **Pierantonii, U.**, *Protodrilus. Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel, Monogr. 31, Berlin 1908.*
88. **Pintner, T.**, *Neue Beiträge zur Kenntnis des Bandwurmkörpers. II. Zur Frage des Begattungsaktes bei den Bandwürmerm. III. Einiges über die weiblichen Geschlechtsorgane der Tetrabothrien. Arb. d. Zool. Inst. Wien, Bd. 9 (1890).*
89. **Plate, L.**, *Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 19 (1885).*
90. — *Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. Zool. Jahrb., Abt. f. Morph., Bd. 4 (1891).*
91. — *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zool. Jahrb., Suppl.-Bd. 2.*
91a. **Pocock**, *Notes upon menstruation, gestation and parturation of some monkeys that have lived in the Society's Gardens. Proc. Zool. Soc., 1906.*
91b. **Powierza, S.**, *Ueber Aenderungen im Bau der Ausführwege des weiblichen Geschlechtsapparates der Maus während ihres postembryonalen Lebens. Bull. de l'Ac. d. Sc. de Cracovie, 1912.*
92. **Pruvot, G.**, *Sur quelques Néomenies nouvelles de la Méditerrannée. Arch. de Zool. expér., 1891.*
93. **Racovitza, E. G.**, *Accouplement et fécondation chez l'Octopus vulgaris. Arch. de Zool. expér., Sér. 3 T. 2 (1894).*
94. — *Sur l'accouplement de quelques Céphalopodes, Sepiola Rondéletii (Leach), Rossia macrosoma (L. Ch.) et Octopus vulgaris (Lam.) Compt. rend. de l'Ac. des Sc. Paris, T. 118 (1894).*
95. **Rauther, M.**, *Morphologie und Verwandtschaftsbeziehungen der Nematoden. Ergeb. d. Zool., Bd. 1 (1909).*
96. **Samson, K.**, *Zur Anatomie und Biologie von Ixodes ricinus. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 93 (1909).*
96a. **Semon, R.**, *In the Australian Bush, London 1899.*
96b. **Serralach** et **Paries**, *Quelques données sur la physiologie de la prostate et du testicule. Compt. rend. de la Soc. Biol., T. 63 (1908).*
97. **Schmaltz, R.**, *Das Geschlechtsleben der Haussäugetiere. In Harms Tierärztlicher Geburtshilfe, Berlin 1899.*
98. **Schmeil, O.**, *Deutschlands freilebende Süßwassercopepoden. I. Cyclopidae. Bibl. zool., H. 11, 1892.*
99. **Schtschelkanowzew, J.**, *Der Bau der männlichen Geschlechtsorgane von Chelifer und Chernes. Zur Kenntnis der Stellung der Chelonethi im System. Festschr. f. R. Hertwig, Bd. 2, Jena, Fischer, 1910.*
100. **Schultze, O.**, *Ueber die Einwirkung niederer Temperatur auf die Entwicklung des Frosches. 2. Mitteil. Anat. Anz., Bd. 16 (1889).*
101. **Sekera, E.**, *Ueber die Verbreitung der Selbstbefruchtung bei den Rhabdocöliden. Zool. Anz., Bd. 30 (1906).*
102. **Shipley, A. E.**, *Nemathelminthes und Chaetognatha. In: The Cambr. Nat. Hist. Vol. 2, London 1901.*
103. **v. Siebold**, *Ueber das Begattungsgeschäft des Cyclops castor. Neueste Schriften d. Naturf. Ges. Danzig, Vol. 3 (1839).*
104. **Siedlecki, M.**, *Étude cytologique et cycle évolutif de Adclea ovata. Ann. de l'Inst. Pasteur, 1899.*
105. — *Zur Kenntnis des javanischen Flugfrosches. Biol. Ctbl., Bd. 29 (1909).*
106. **Simroth, H.**, *Ueber Selbstbefruchtung bei Lungenschnecken. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 10. Vers., 1900.*
107. — *Mollusca, Gastropoda, Prosobranchia. In Bronns Kl. u. Ordn., Bd. 3, 2. Abt., 1896, 1907.*
108. **Smith, G.**, *Rhizocephalen. Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel, Monogr. 29 (1906).*

108a. **Sobotta**, *Die Reifung und Befruchtung des Eies der Maus. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 45 (1895).*
109. **Steenstrup**, *Die Hectocotylenbildung bei Cephalopoden. Arch. f. Naturgesch., Bd. 22 (1856).*
110. **Steinach, E.**, *Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane, insbesondere der akzessorischen Geschlechtsdrüsen. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 56 (1894).*
110a. **Strahl, H.**, *Die Embryonalhüllen der Säuger und die Placenta. In O. Hertwigs Handb. d. vergl. Entw.-Gesch., Jena, Fischer, 1906.*
111. **Tafani, A.**, *La fecondazione e la segmentazione studiate nelle uova dei Topi. Accad. med. fisic. Trient. 1888.*
112. **Tarchanoff, J. R.**, *Zur Physiologie des Geschlechtsapparates des Frosches. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 40 (1887).*
113. **Thon, Ph. C. K.**, *Ueber die Kopulationsorgane der Hydrachniden-Gattung. Arhenurus Dugès. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 10. Vers., 1900.*
113a. **Trinchese**, *Aeolididae e famiglie affini del porto del Genova. P. I. Atti della Reale Univ. di Genova 1877—1879. P. II. Atti della R. Accad. dei Lincei, (3) Vol. 10 (1882).*
114. **della Valle, A.**, *Gammarini del golfo di Napoli. Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel, Monogr. 20 (1893).*
114a. **Voeltzkow, A.**, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von Crocodilus madagascarensis. Abhandl. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt, Bd. 26.*
115. **Wagner**, *Die Wirbellosen des Weißen Meeres, Bd. 1 (1885).*
115a. **Waldeyer, W.**, *Das Becken, Wiesbaden 1899.*
115b. **Warburton, C.**, *Arachnida embolobranchiata (Scorpions, Spiders Mites etc.). The Cambr. Nat. Hist., Vol. 4 (1909).*
116. **Weismann, A.**, *Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden. I. Ztschr. f. Zool., Bd. 27 (1876).*
117. — *Dasselbe. II IV. Ebenda, Bd. 28 (1877).*
118. — *Dasselbe. VI—VII. Ebenda, Bd. 33 (1880).*
118a. **Westermarck**, *The history of human mariage, London 1891.*
119. **Whitman, Ch.**, *Spermatophores as a means of hypodermic impregnation. Journ. of Morph., Vol. 4 (1891).*
120. **Wilhelmi, F.**, *Tricladen. Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel, Berlin, Monogr. 32 (1909).*
121. **Wirén, A.**, *II. Cheretoderma productum Neomenia, Proneomenia acuminata. Kongl. Svenska Vetenskap. Akad. Handlingar, Stockholm, Bd. 24 (1892).*
122. **Wolf, E.**, *Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol., Bd. 22 (1905).*
123. **Woltereck, R.**, *Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies. Kerngeschichtliche und biologische Studien an parthenogenetischen Cypriden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 64 (1898).*
124. **Zaddach, G.**, *Ueber die im Flußkrebse vorkommenden Distomum cirrigerum und Distomum istostomum. Zool. Anz., Jahrg. 4 (1881).*
125. **Zeller, E.**, *Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Polystomen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 27 (1876).*
126. — *Ueber den Kopulationsakt von Salamandra maculosa. Zool. Anz., Jahrg. 14 (1891).*
127. **zur Strassen**, *Filaria medinensis und Ichthyonema. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges., 1907.*

3. Das Verhalten der Keimzellen zwischen der Begattungs- und Befruchtungsperiode bei höheren Wirbeltieren.

a) Das Ei.

Die Ovulation ist von der Kopulation unabhängig. Beim Ovulationsprozeß gelangt das Ei aus dem Ovarium nach außen und zwar geschieht es nach allen Literaturangaben durch das Bersten der Graafschen Follikel, welches durch bisher nicht genug erforschte Ursachen veranlaßt wird. Man sucht diese Erscheinung durch das Ansammeln der Follikelflüssigkeit mit gleichzeitiger Verfettung der

Follikelwand zu erklären; ich glaube, den in der Follikelwand beim Bersten des Follikels auftretenden Degenerationserscheinungen eine größere Bedeutung als der Druckerhöhung in dem Inneren desselben zuschreiben zu können.

Die zweite sich hier aufdrängende Frage, wie die Eier aus dem Ovarium in das Lumen des Oviduktes gelangen, wurde schon oft sowohl in der morphologischen und der physiologischen, wie auch der geburtshilflichen Literatur erörtert. Auf Grund umfangreicher vergleichend-anatomischer Studien wurde von Gerhardt (10) ermittelt, daß das Verhältnis des Eierstockes zur Tube bei verschiedenen Typen sich recht different gestaltet. Diese Tatsache ist hier von Belang, da die aus dem Eierstock herstammenden Eier zuerst in das Infundibulum tubae gelangen müssen. Es kann nun das Infundibulum tubae den Eierstock umfassen, und die Oviduktfimbrien können wohlentwickelt sein (Beuteltiere, Kaninchen) oder, wie wir es bei anderen Arten, namentlich aus der Familie der Monotremen und Cetaceen sehen, das Infundibulum tubae ist mit glattem Rande versehen und besitzt keine Fimbrien, während man bei den übrigen Säugern neben dem Ovarium die sogenannte Eierstockstasche, Bursa ovarii, findet, welche für die Aufnahme des Eies in die Tube von Bedeutung sein kann. Unter dem Namen „Eierstockstasche" versteht man eine größere blinde, von radiären Falten umsäumte neben dem Ostium tubae liegende Vertiefung, deren Wände von Peritonealfalten gebildet werden. Nach den Untersuchungen von U. Gerhardt (10) findet man bei verschiedenen Typen der Säuger eine sehr verschieden entwickelte Eierstockstasche: sie kann entweder nur angedeutet, oder so weit ausgebildet sein, daß sie eigentlich nur fakultativ funktioniert, sie kann auch ganz geschlossen sein, ohne durch eine Oeffnung mit der Bauchhöhle in Verbindung zu stehen. Ein Bild solcher Verhältnisse gibt uns Fig. 188, welche der neuen Arbeit von Powierza (19) entnommen ist. Ein Blick auf diese Abbildung belehrt uns, daß bei der Maus die aus dem geborstenen Eifollikel herstammenden Eier eine Zeitlang in dem von der Ovarialkapsel eingeschlossenen Raume liegen bleiben können (Sobotta, 23), bevor sie von der Tube erfaßt werden.

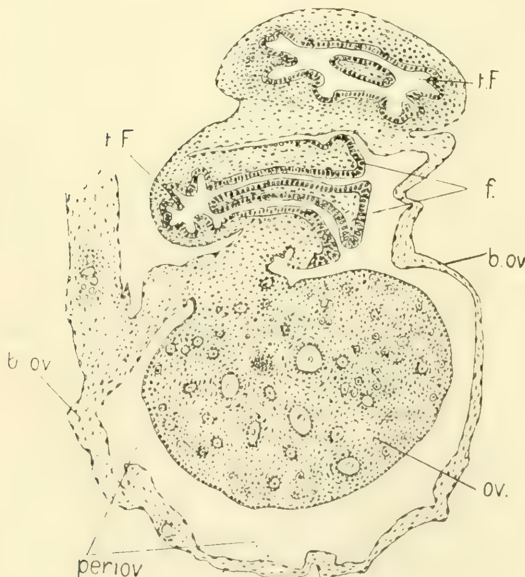


Fig. 188. Querschnitt durch das Ovarium, die Ovarialkapsel und einen Teil der Tube. *b.ov.* Ovarialkapsel, *f.* Fimbrien, *ov.* Ovarium, *periov.* Periovarialraum, *t F.* Tube. 75-fache Vergr. Nach Powierza (19).

Wie fungieren diese Einrichtungen bei der Ueberleitung der Eier in die Ovidukte? Bei denjenigen Tieren, bei denen die Eileitertrichter das Ovarium umfassen, wie z. B. bei Beuteltieren und Walen, kann der ganze Inhalt des geplatzten Follikels in den Eileiter gelangen, dagegen muß nach GERHARDT bei solchen Typen, bei denen die Eierstockstasche um das Ovarium vollkommen geschlossen ist und eine Kommunikation mit der Bauchhöhle fehlt, jedes Ei von dem Flimmerepithel der Tubenfimbrien ergriffen werden und in den Eileiter gelangen. Bei Tieren mit fakultativer Bursa ovarii, wo also freie Kommunikation mit der Bauchhöhle vorhanden ist, erweitert sich das Infundibulum tubae und der Ausgang aus der Bursa wird dadurch gesperrt. Jedoch bei Tieren mit kleiner, seichter Eierstockstasche, oder besonders bei solchen, denen eine Bursa überhaupt fehlt, ist der Uebertritt des Eies in die Tube nicht so leicht zu erklären. Es wurden in dieser Hinsicht mehrere Hypothesen aufgestellt.

Nach der alten Hypothese von HALLER soll eine Art Erektion des Tubentrichters und seiner Fimbrien stattfinden, nach ROUGET (22) sollen sich die glatten im Ligamentum latum nachweisbaren Muskelfasern verkürzen und dadurch eine Annäherung der Tubenmündungen an den Eierstock veranlassen. Die Hypothese von PANKS, nach welcher die „Pseudomembranen“, welche den Eierstock mit den Tuben verbinden, zur Ueberführung der Eier in die Tuben behilflich sein sollen, ist durch KEHRER (14) widerlegt. Nach der Ansicht GEGENBAURS ist für die Ueberleitung des Eies in den Ovidukt die Flimmerbewegung der Fimbrien, die Muskulatur des Oviduktes und der vaskulöse Turgor des Eileiters, durch welchen sich das Ostium abdominale dem Ovarium nähert, von Wichtigkeit, obschon keinem von diesen Faktoren eine ausschließliche Rolle dabei zuzuschreiben ist.

Sehr wichtig für das ganze Problem ist die Arbeit von LEOPOLD (15), nach welcher die Ueberwanderung des Eies in die Tube der entgegengesetzten Seite möglich ist. Diese Möglichkeit wurde schon vorher ohne experimentelle Grundlage aus klinischen Beobachtungen erschlossen, welche sowohl eine innere (im Lumen der Tuben), als auch eine äußere (durch die Bauchhöhle) Ueberwanderung des Eies vermuten ließen. Zu diesem Schlusse berechtigen nach LEOPOLD die Fälle, in denen man nachweisen kann, daß die Tube der einen Körperseite seit langer Zeit verschlossen war, das Corpus luteum[1]) verum am Eierstock der gleichen Seite ausgebildet, der Fruchtsack dagegen an der anderen Seite des Körpers entweder in der Gebärmutter oder in der verschlossenen Tube angelegt wurde. In diesem Falle mußte entweder eine innere oder äußere Ueberwanderung des Eies stattgefunden haben. Es kommen weiter Fälle in Betracht, in denen mit absoluter Sicherheit nur ein Eierstock vorhanden ist, die Tube derselben Seite verlötet erscheint und der Fruchtsack sich auf der entgegengesetzten Seite befindet.

Aber außer diesen klinischen Beobachtungen, welche LEOPOLD (15) als Argumente ins Feld führt, daß die Ueberwanderung der Eier nicht nur innerlich von einer Tube in die andere, sondern auch äußerlich durch die Bauchhöhle möglich ist, können als entscheidendes Kriterium die von dem genannten Autor an Kaninchen und Hunden

1) Unter Corpus luteum verstehen wir bekanntlich ein Gebilde, welches sich an der Stelle des geplatzten GRAAFschen Follikels entwickelt hat (vergl. p. 638).

durchgeführten Versuche gelten. Es ist ihm nämlich gelungen, bei diesen Tieren, welche vor der Operation längere Zeit isoliert blieben, nach Unterbindung der einen Tube und nach Entfernung des entgegengesetzten Eierstocks Schwangerschaft hervorzurufen.

Die Versuchsresultate von Leopold beweisen neben der Feststellung der Ueberwanderungsmöglichkeit der Eier durch die Bauchhöhle, daß bei dem Mechanismus der Aufnahme der Eier in die Tube die in derselben, resp. auf der Fimbrienoberfläche stattfindende Flimmerbewegung auch auf Distanz wirkt, und aus gewisser Entfernung die Eier bereits aus der Bauchhöhle in den Eileiter einzusaugen vermag.

Wir kehren also zu unserem Problem zurück, welche Faktoren bei der Aufnahme der aus dem Ovarium entfernten Eier wirksam sind.

Aus allen oben angeführten Literaturangaben geht hervor, daß wir bisher keineswegs über alle diese Momente orientiert sind. Ich schließe mich U. Gerhardt (10) an, welcher auf Grund seiner gründlichen morphologischen Studien und eingehender Besprechung der bisherigen Forschungsergebnisse zu dem Schlusse gelangt, „daß in der Tat eine aktive Beteiligung der Tubenmündung bei der Aufnahme des Eies angenommen werden muß“. In Berücksichtigung der sehr mannigfaltigen morphologischen Verhältnisse, welche bei verschiedenen Säugerfamilien und -arten auftreten, glaubt Gerhardt, daß bei der Beteiligung der Tubenmündungen bei diesem Prozeß je nach dem anatomischen Bau, die am stärksten ausgebildeten Organe am kräftigsten funktionieren werden; „so wird z. B. beim Kaninchen in erster Linie der Fimbrienapparat aktiv tätig sein, während beim Schwein oder anderen Tieren mit weiter Bursa der Flimmerstrom in dem serösen Raum der Kapsel eine bedeutende Wirksamkeit entfalten kann. Für den Verlauf der Einwanderung wird es wohl auch von großer Bedeutung sein, an welcher Stelle der Eierstockoberfläche der Follikel springt, ferner ob nur ein Ei in die Tube zu leiten ist oder deren mehrere. Es ist wohl anzunehmen, daß für jede Species, ja vielleicht für jedes Individuum und bei jeder einzelnen Ovulation wieder verschiedene Bedingungen eintreten, nach denen sich der Verlauf der Eiaufnahme richten würde. Andererseits beweisen aber die Fälle von Ueberwanderung des Eies durch die Bauchhöhle unzweifelhaft, daß ein bereits in die Bauchhöhle gefallenes Ei noch der Wirkung der Fimbrien verfallen und doch noch in eine Tubenmündung geleitet werden kann. Ob dies aber noch als normaler Fall betrachtet werden kann, möchte ich dahingestellt sein lassen. Ich erblicke in diesem Mechanismus mehr eine Einrichtung, die im Notfall in Kraft tritt“ (Gerhardt, 10, p. 709).

Ist einmal das Ei (resp. die Eier) in die Tube aufgenommen worden, so wird es durch die Flimmerbewegung in der Tube weiter befördert. Wenn sich die Spermatozoen im Genitalkanal des Weibchens befinden, so vollzieht sich die Befruchtung in der Regel schon in der Ampulle des Eileiters. Wie werden nun die in die Vagina ejakulierten Spermatozoen bis zur Tubenampulle hinaufgeschafft?

b) Die Spermatozoen.

Die Faktoren, welche bei der Wanderung der Spermatozoen in den weiblichen Geschlechtswegen im Spiele sind, wurden bereits oben

(p. 582—591) genauer behandelt und es muß hier nur auf die obigen Angaben hinsichtlich der physiologischen Eigenschaften der Samenfäden hingewiesen werden. Die Beweglichkeit der Spermatozoen hat hier selbstverständlich die größte Bedeutung. Die Resistenz der Samenfäden gegen äußere Faktoren (vgl. p. 591—592) erhöht die Chancen der Befruchtung in jenen Fällen, in welchen die Eier nur in größeren Zeitabständen ausgeschieden werden. Bewegungsrichtend wirken die negativ rheotaktischen und eventuell die chemotaktischen Eigentümlichkeiten der Spermatozoen.

Anhang.

Künstliche Besamung.

Bei einer ganzen Reihe von Tierklassen wurden Versuche mit künstlicher Besamung durchgeführt. Zum ersten Male wurde diese wichtige Entdeckung von Spallanzani (24) an Fröschen gemacht, und seitdem es O. und R. Hertwig gelungen ist, künstliche Besamung und Befruchtung an Echinideneiern mit Erfolg durchzuführen, bilden diese Experimente heutzutage eine der wichtigsten Methoden sowohl bei entwicklungsphysiologischen wie auch embryologischen Studien. In den Verzeichnissen und Berichten, welche von zoologischen Stationen über Maturitätsperioden verschiedener Tierarten veröffentlicht werden, findet man auch Angaben über die künstliche Befruchtung bei entsprechenden Arten angeführt.

Je nach der Art der Tiere ist das Verfahren bei der Anstellung der künstlichen Besamung verschieden. Meistens werden männlichen und weiblichen Individuen die Gonaden herausgenommen, die aus denselben herausfließenden Geschlechtselemente im Wasser resp. im Seewasser in kleinen Glasschalen gesammelt und sodann die Eier mit den Spermatozoen in einem anderen Gefäße gemischt. Bei vielen Tieren, bei denen sich die Samenfäden durch große Resistenz auszeichnen, kann sogar durch mehrere Tage derselbe Samen zur künstlichen Befruchtung verwendet werden. Indessen gelingt nicht bei allen Tierarten die artifizielle Befruchtung, und es ist leicht möglich, daß unter normalen Verhältnissen die Befruchtung durch die Produkte der akzessorischen Drüsen des Geschlechtsapparates begünstigt wird, während natürlich in den Fällen, wo bei künstlicher Befruchtung die Geschlechtselemente nicht die Geschlechtswege passieren, sondern direkt aus den Gonaden entnommen werden, die Funktion der akzessorischen Drüsen in Wegfall kommt.

Bei vielen Tieren gelangt man mit künstlicher Befruchtung zu besseren Resultaten, wenn man nur den reifen Samen verwendet und Eier den Tieren entnimmt, ohne die Individuen zu verletzen. Bei Comatuliden z. B. ist es am leichtesten, die künstliche Befruchtung durchzuführen, indem man die geschlechtsreifen Tiere in einem größeren Glase mit Seewasser herumbewegt, so daß die reifen, an den Pinnulen befindlichen Geschlechtszellen dadurch abgeschüttelt werden, worauf diese im Seewasser miteinander kopulieren. Bei geschlechtsreifen Fischen gewinnt man oft Geschlechtselemente durch entsprechenden Druck gegen die Bauchseiten der Tiere. Auch bei höheren Wirbeltieren, und zwar bei Säugern, versuchte man mit günstigem Erfolg die künstliche Befruchtung, indem das künstlich durch

Reizen der Männchen erhaltene Sperma sodann in die weiblichen Geschlechtswege injiziert wurde. So gelangen z. B. Spallanzani seinerzeit solche Experimente an Hunden. Iwanoff ließ Hengste mit Stuten kopulieren, denen er vorher in die Scheide einen Schwamm hineingebracht hatte, und verwendete das im Schwamm angesammelte Sperma zur künstlichen Befruchtung resp. Kreuzbefruchtung.

Aehnliche Experimente wurden an Hunden von Gautier (9), Albrecht (4), Plönis und Heape, an Pferden von Chelchowski (7) ausgeführt.

4. Entstehung von Mehrgeburten bei Säugetieren.

Wir haben mehrmals im vorhergehenden darauf hingewiesen, daß die Fertilitätsverhältnisse bei verschiedenen Tierklassen sich recht verschieden gestalten. Die Fruchtbarkeit hängt von der Dauer der Geschlechtstätigkeit im Leben ab, steht ferner mit der jährlichen Sexualsaison im Zusammenhang und ist endlich durch die Intensität der Produktion der Geschlechtselemente sowohl beim weiblichen wie auch beim männlichen Individuum bedingt.

Bei den Säugetieren können bei einem Geburtsakt mehrere Junge zur Welt kommen, folglich bei einer Schwangerschaft gleichzeitig mehrere Keime getragen werden. Es ist dies auch bei der Mehrzahl der Säugetiere die Regel, während es wieder bei recht vielen anderen Tieren gewöhnlich nur einfache Geburten gibt. Vom Standpunkte der Zeugungsphysiologie erscheint vor allem die Frage interessant, ob die Zwillinge aus mehreren gleichzeitig im Ovarium produzierten Eiern entstanden sind, so daß jeder Tochterorganismus seinen Ursprung einem besonderen Ei und einem besonderen Spermatozoon verdankt, oder aber ob sich zwei resp. drei oder noch mehrere Organismen aus einem und demselben befruchteten Ei entwickeln können.

In den Lehr- und Handbüchern der Geburtshilfe und der Teratologie (vergl. Handbuch von Schwalbe) findet der Arzt die ihn interessierenden Details über die Entwicklung der Mehrlinge und diesbezügliche Schwangerschaft; wir wollen hier das Problem nur vom Standpunkte der Zeugungsphysiologie betrachten.

Aus zahlreichen Literaturangaben ist bekannt, daß in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle der bei Säugern vorkommenden Mehrgeburten die Mehrfachbildungen einer Generation dadurch zustande kommen, daß im Eierstock der Mutter gleichzeitig mehrere Follikel bersten, mehrere Eier in die Tube resp. in die Tuben gelangen und hier befruchtet werden. Eine solche Schwangerschaft wird gewöhnlich als eine mehreiige bezeichnet; aus solchen Embryonen entstehen oft Individuen von verschiedenem Geschlecht, sie entwickeln sich in besonderen Eihäutchen und haben gewöhnlich ihren eigenen ganz isolierten Blutkreislauf mit eigener besonderer Placenta.

Die durch gleichzeitiges Platzen mehrerer Eifollikel in die Tube kommenden Eier werden alle gleichzeitig befruchtet, und aller Wahrscheinlichkeit nach erfolgt auch gleichzeitig die Implantation der mit Eihäuten umgebenen Keime. Aber die Gleichzeitigkeit der Befruchtung schließt die Möglichkeit nicht aus, daß verschiedene Spermatozoen von verschiedenen Männchen herstammen. Da sich die Samenfäden bekanntlich durch eine gewisse Resistenz auszeichnen und sich — wie experimentell bewiesen wurde — in den weiblichen Ge-

schlechtswegen oft auch längere Zeit in befruchtungsfähigem Zustande erhalten können, ist es möglich, daß in dem Falle, wo ein Weibchen vor der Ovulation mit mehreren Männchen kopulierte, im weiblichen Geschlechtskanal sich Sperma verschiedenen Ursprunges angesammelt hat und die Eier nach der Ovulation mit Spermatozoen von zwei oder drei Männchen befruchtet werden. Daraus geht hervor, daß die gleichzeitig geborenen Mehrlinge zwei oder drei Vätern ihre Genese verdanken können.

Diese theoretische Vermutung ist auch experimentell nachgewiesen worden. Bumm (6) erwähnt in seinem Werke Versuche an Hündinnen, welche während der Brunstzeit nacheinander von zwei Männchen belegt wurden und die mit einem Wurfe Junge zur Welt brachten, denen man die verschiedene Rasse ihrer Väter aufs deutlichste ansehen konnte. Nach diesem Autor liegt auch kein Grund vor, zu zweifeln, daß auch beim Menschen zwei gleichzeitig oder in kurzen Intervallen nacheinander frei gewordene Eier durch Samen von verschiedener Herkunft befruchtet werden können.

Von manchen Autoren wurde die Behauptung aufgestellt, daß die Eier, aus denen Zwillinge hervorgehen sollen, auch nicht gleichzeitig befruchtet werden können. Man bezeichnet diesen Prozeß als Ueberfruchtung (Superfoetatio). Man nimmt nämlich an, daß bei bereits im Uterus bestehender Gravidität weitere Eierstockfollikel zur Reife und zum Platzen gelangen und daraus ein befruchtungsfähiges Ei entsteht. Als Beweis hierfür wird die Beobachtung herangezogen, daß Zwillinge zuweilen in größeren Zeitabständen ausgetrieben werden.

Man darf aber bei der Beurteilung dieser Frage nicht vergessen, daß die Schwangerschaft resp. die Gegenwart des Corpus luteum in dem Eierstock die Degeneration der reifenden Eifollikel veranlaßt resp. die Reifung derselben hemmt. Marshall (16) zitiert einige Fälle, in welchen bei der Stute und Katze das Entstehen des Corpus luteum diese Wirkung nicht hervorrief, daß also dort vielleicht manchmal die Superfoetation nicht ausgeschlossen ist. Beim Menschen jedoch ist diese Vermutung recht unwahrscheinlich. Auch wenn die Produktion von Geschlechtselementen nicht sistiert wäre, so wird durch die Verhältnisse in der Gebärmutter, besonders durch die Bildung von Deciduen in hohem Grade sowohl die Einwanderung der Spermatozoen in die Eileiter, wo die Befruchtung stattfindet, als auch die Nidation der Eier im Uterus erschwert.

Wir müssen demnach annehmen, daß die Eier, welche den Mehrgeburten den Ursprung geben, gleichzeitig befruchtet werden. Die sich daraus entwickelnden Embryonen können von verschiedenem Geschlecht sein, jeder Embryo ist von besonderem Amnion und besonderem Chorion umgeben, sodaß man diese Mehrlingskategorie als bichoriale Mehrlinge bezeichnet.

Neben diesem Typus der Mehrlinge ist bei Säugern noch ein anderer Typus bekannt: es sind nämlich Fälle bekannt, in welchen sich Mehrlinge in einem gemeinsamen Chorion entwickeln, und solche Mehrlinge sind stets von gleichem Geschlecht, auch der embryonale Blutkreislauf soll bei allen solchen monochoriellen Mehrlingen im Zusammenhang stehen. Diesem Typus der Schwangerschaft begegnet man als Regel bei gewissen Gürteltieren, außer-

dem kommt er zuweilen auch bei höheren Säugern, auch beim Menschen vor.

Der Frage nach der Genese solcher Mehrlinge trat man auf Grund von Befunden bei Gürteltieren näher, und zwar befaßte sich rationell damit als erster Jhering (12, 13), welcher in zwei Uteris von *Tatusia hybrida* je acht gleichgeschlechtige und gleich weit in der Entwicklung vorgerückte Embryonen fand und daraus schloß, daß es sich in diesem Fall um Embryonen handelt, welche aus einem, sich nachträglich vegetativ teilenden Ei hervorgegangen sind. Beachtet man, daß der auf geschlechtlichem Wege entstandene Embryo sich sodann vegetativ fortpflanzt, so haben wir hier mit Metagenese auch bei höheren Tieren zu tun. Von Geburtshelfern wird die Hypothese der eineiigen Entstehung monochorieller Zwillinge fast allgemein angenommen. In die Gynäkologie ist diese These von Ahlfeld eingeführt worden. Demgegenüber gibt es noch eine andere von Fol (8a) und Kleinenberg (14a) versuchte Erklärungsweise, welche annehmen, daß monochoriale Zwillinge durch polyspermische Befruchtung entstehen. Ich halte jedoch diese Hypothese für absolut unhaltbar, da wir aus der klassischen Arbeit von T. Boveri (5) wissen, wie wenig Aussicht auf normale Entwicklung polyspermische Eier haben, und da keine Argumente sich dafür finden lassen, daß aus solchen Eiern Doppelbildungen resp. Mehrlinge entstehen sollen.

Ebenfalls wenig wahrscheinlich und überhaupt nicht begründet erscheint mir auch die neuere Hypothese von P. A. Hoefer (11), welcher die Genese der Zwillinge auf die Befruchtung eines Eies durch zweiköpfige Spermatozoen zurückführt. Das wäre eigentlich nur Polyspermie, da zwei männliche Kerne durch solche Samenfäden in das Ei eingeführt werden.

Die bisher in Betracht kommenden Forschungen sind hauptsächlich an den bereits erwähnten Gürteltieren durchgeführt, und zwar beruhen sie zum Teil auf der Untersuchung des Eierstockes, zum Teil auf der Untersuchung der in Entwicklung begriffenen Keime.

A. Rosner (20, 21) hat auf Grund seiner Untersuchungen an Eierstöcken von *Dasypus novemcinctus* festgestellt, daß in den Ovarien die benachbarten Graafschen Follikel miteinander verschmelzen, und daß daraus mehreiige Follikel resultieren. Fig. 189 und 190, welche der Arbeit von Rosner entnommen sind, illustrieren den Verschmelzungsprozeß der Follikel.

Es ist ferner beachtenswert, daß nach den Rekonstruktionsbildern von A. Rosner die Anzahl der in einem Follikel enthaltenen Eier der Anzahl der in einem Wurfe geborenen Jungen ungefähr entspricht.

Rosner (20, 21) zieht aus seinen Beobachtungen den Schluß, daß die mehrfache Schwangerschaft bei *Dasypus* dadurch entsteht, daß die aus einem mehreiigen Follikel herstammenden Eier befruchtet werden. In Anbetracht dessen, daß die Schwangerschaftsverhältnisse bei *Dasypus* denjenigen entsprechen, die wir bei monochorialer menschlicher Schwangerschaft finden (gleiches Geschlecht, gemeinsames Chorion), glaubt Rosner schließen zu können, daß die Bezeichnung „eineiige“ Schwangerschaft beim Menschen unberechtigt ist, und daß die monochoriale Schwangerschaft, ähnlich wie bei *Dasypus*, also auf die Befruchtung von zwei Eiern, welche aus einem Follikel herstammen, zurückzuführen ist.

Die Angaben von ROSNER liefern nach meinem Urteil allerdings keinen positiven Beweis, daß die monochorialen Mehrlinge aus mehreren Eiern entstehen; ich halte aber diejenigen Literaturangaben, nach welchen die von ROSNER festgestellte Tatsache (nicht ihre Deutung!) des Vorkommens von mehreiigen Follikeln im Eierstocke der Gürteltiere einfach in Abrede gestellt wird, für ganz unberechtigt. Ich habe die Präparate von ROSNER gesehen und kann seine diesbezüglichen

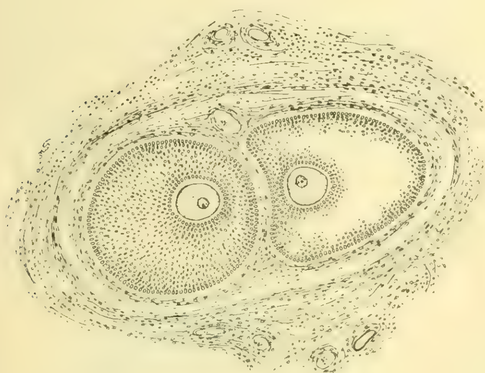


Fig. 189.

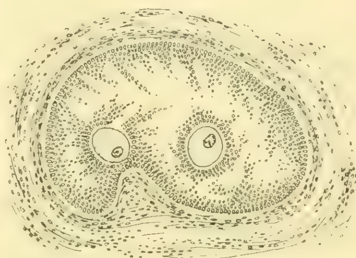


Fig. 190.

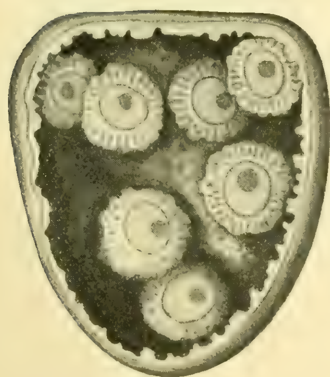


Fig. 191.

Fig. 189. Zwei nebeneinander liegende GRAAFsche Follikel von *Dasypus* unmittelbar vor der Verschmelzung. Nach A. ROSNER (20).

Fig. 190. Der Verschmelzungsprozeß von zwei GRAAFschen Follikeln im Eierstock von *Dasypus*. Nach A. ROSNER (20).

Fig. 191. Mehreiiger GRAAFscher Follikel von *Dasypus*, welcher aus der Verschmelzung mehrerer eineiiger entstanden ist. Rekonstruktionsbild. Nach A. ROSNER (20).

Beobachtungen vollauf bestätigen. Die Tatsache selbst unterliegt keinem Zweifel, obschon es von der Individualität des Tieres abhängt, ob die mehreiigen Follikel in größerer oder kleinerer Anzahl vorkommen. Andererseits ist die Deutung dieser Tatsache resp. der Schluß auf die mehreiige Genese solcher Mehrlinge nicht zwingend.

CUÉNOT (7a) hat in seinen Studien über die Eierstöcke von *Tatusia novemcincta* verhältnismäßig seltener als ROSNER mehreiige GRAAFsche Follikel gefunden. Auch FERNANDEZ (8) hebt auf Grund seiner umfassenden Studien hervor, daß mehreiige Follikel bei *Tatusia* sehr selten sind. Die von FERNANDEZ festgestellte Tatsache, daß nur ein Corpus luteum im Eierstock des schwangeren Tieres gefunden wurde, ist hier nicht entscheidend. Ist nämlich die ROSNERsche Hypothese richtig, daß die monochorialen Mehrlinge aus

mehreren Eiern eines mehreiigen Follikels entstanden sind, so ist auch in diesem Falle nur ein Corpus luteum zu erwarten.

Bedeutend überzeugender sind die Angaben von Fernandez über die ersten Entwicklungsstadien der Mehrlingsembryonen. Aus seinen Studien geht hervor, daß bei *Mulita* eine Keimblätterinversion, wie bei Nagetieren, vorkommt, daß ferner in dem Stadium, in welchem der Keim sich mindestens in den Träger[1]) und die primären Keimblätter differenziert hat, eine Sonderung des Keimes in einzelne Embryonen stattfindet. Solche Keimsonderung stellt uns die der Arbeit von Fernandez (8) entnommene Fig. 192 schematisch dar.

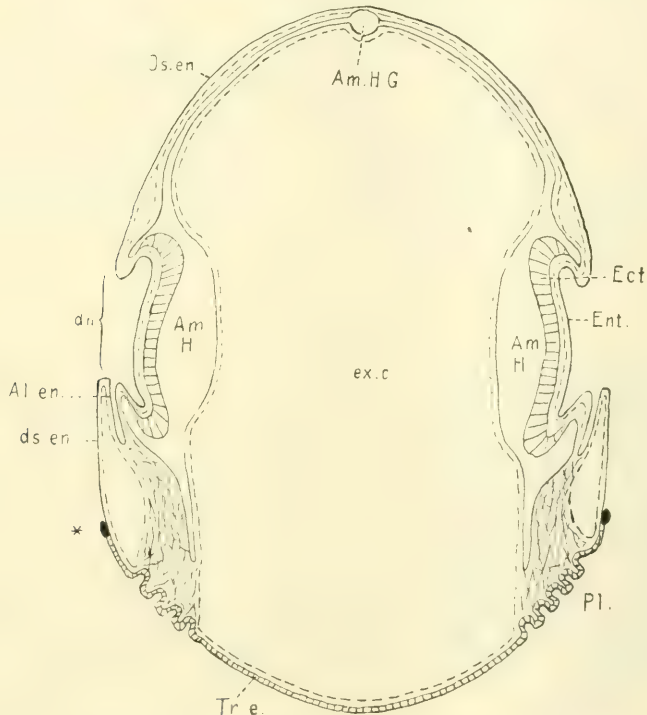


Fig. 192. Schema einer Keimblase von *Mulita*, an welcher sich zwei Embryonen absondern. Bei * Verwachsungsring mit dem Uterus. Vom Träger ist nur eine an den Präparaten erhaltene Wand gezeichnet. Ekto- und Entoderm ausgezogen, Mesoderm gestrichelt, Trägerepithel = doppelte Linie. *Al. en.* entodermale Allantois, *Am. H.* Amnionhöhle, *Am. H. G.* gemeinsame Amnionhöhle, *dn.* Darmnabel, *ds. en.* Entoderm des Dottersackes, *Ect.* Ektoderm, *Ent.* Entoderm, *ex. c.* Exocöl, *Pl.* Placenta, *Tr. e.* Epithel des Trägers. Nach Fernandez (8).

Man sieht, daß sich die Embryonen deutlich vom gemeinsamen Dottersack abheben, an dem sich rings um den Embryo eine Einfaltung zu bilden beginnt, die den Anfang eines Nabelstranges darstellt. Fernandez, welcher auch die Analogie dieser Erscheinung mit der uns bereits bekannten Polyembryonie (vergl. p. 496) dis-

1) Als Träger wird derjenige Teil des Keimes bezeichnet, vermittelst dessen die Verwachsung mit dem Uterus zustande kommt.

kutiert, kommt zu dem Schluß, daß sämtliche Embryonen eines Wurfes von *Mulita* sich aus einem einzigen Ei entwickeln. „Man kann also — sagt FERNANDEZ — die Verhältnisse der *Mulita* auffassen als eine sehr langsame, isochrone Teilung einer noch jungen Larve in mehrere Individuen". Ein ungefähr fertiges Stadium, in welchem die Embryonen bereits separiert sind, stellt uns Fig. 193 dar. Alle Embryonen stehen durch eigene Nabelstränge mit dem gemeinsamen Dottersack in Verbindung, jeder von ihnen ist von einem besonderen Amnion umhüllt, jede Amnionhöhle jedoch ist durch einen Amnionkanal mit der gemeinsamen kleinen Amnionhöhle verbunden.

Neuerdings wurde das Problem der Genese von monochorialen Mehrlingen sehr gründlich an umfangreichem Material (137 Weibchen von *Tatusia* [nine-banded Armadillo]) von H. H. NEWMAN und J. T. PATTERSON (17, 18) wieder untersucht. Die Untersuchungen der Autoren bestätigen ebenfalls die polyembryonische Herkunft der Mehr-

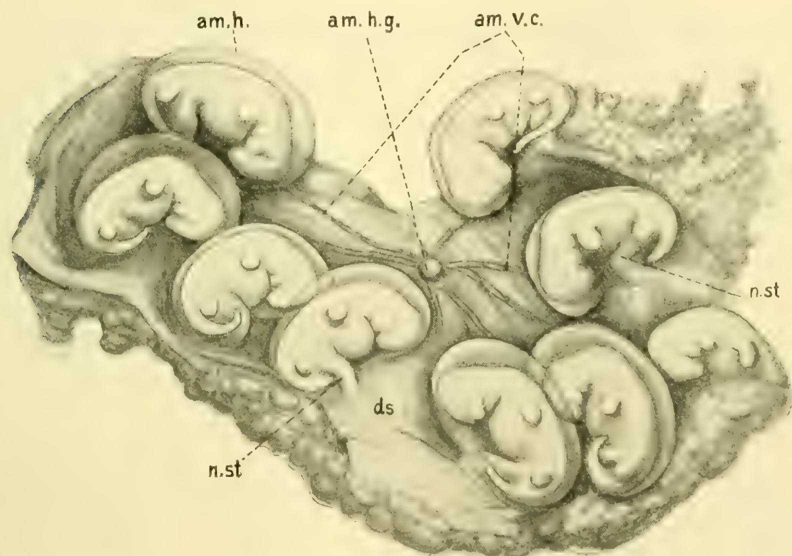


Fig. 193. Teil der ausgebreiteten Keimblase von *Tatusia hybrida* mit sechs Embryonen, vom extraembryonalen Cölom aus gesehen im auffallenden Lichte. *am.h.* Amnionhöhle, *am.h.g.* gemeinsame Amnionhöhle, *am.v.c.* Amnionverbindungskanal, *ds.* Dottersack, *n.st.* Nabelstrang. Nach FERNANDEZ (8).

linge bei Armadillo. Die Autoren fanden bei der Untersuchung des Ovariums stets nur ein einziges Corpus luteum. Bei dieser Tierspecies findet man in 90 Proz. der Fälle stets vier sich gleichzeitig entwickelnde Früchte im Uterus und die Orientierung dieser Mehrlinge innerhalb des gemeinsamen Chorions zeigt, daß die vier Embryonen in spezifischer Weise zu zwei Paaren gruppiert sind. Diese charakteristische Orientierung der Keime wird von den Autoren auf vier erste Blastomeren zurückgeführt. Fig. 194, welche der Arbeit von NEWMAN und PATTERSON entnommen ist, gibt den Situs dieser Vierlinge im Cavum uteri wieder: die linke und die rechte Hälfte der

gemeinsamen Keimblase soll von der linken und der rechten Hälfte des Vierblastomerenstadiums herstammen.

Die Autoren haben auch die Keimblätterinversion bei diesen Tieren beobachtet. Das Studium dieses Prozesses, welcher hier nicht näher behandelt werden kann, da er eigentlich in das Gebiet der Embryologie gehört, hat die Autoren zu dem Schlusse geführt, daß die vier sich zusammen entwickelnden Keime absolut nicht durch Verschmelzung von vier Eiern entstehen konnten. Das Studium der Placentagenese soll ebenfalls für die eineiige Herkunft der Mehrlinge sprechen.

Widakowitsch (25) hat sich neuerdings auf Grund seiner Forschungen ebenfalls für die Annahme der eineiigen Genese der monochorialen Zwillinge erklärt.

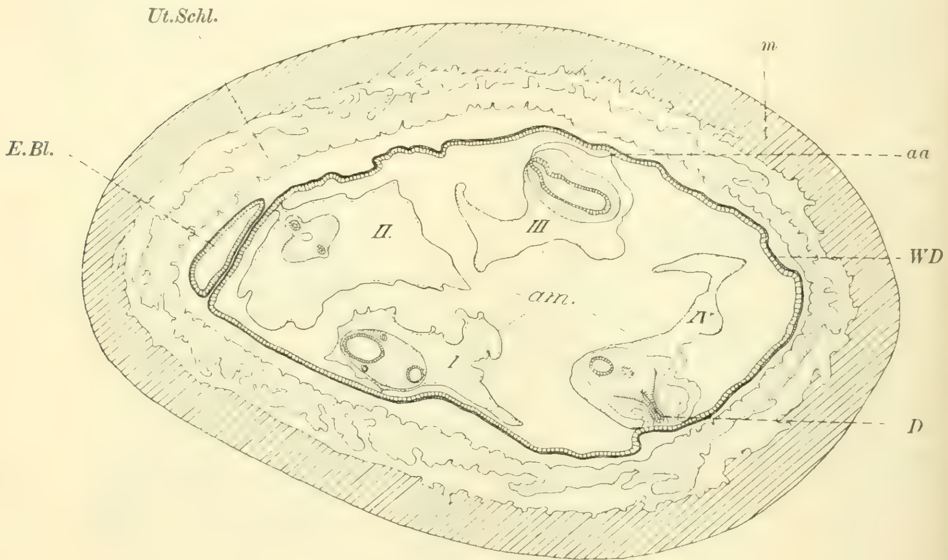


Fig. 194. Querschnitt durch den Uterus mit vier Keimen von Armadillo. *aa.* Berührungslinie zwischen dem Amnion und Dottersackwand, *am.* Amnion, *EBl.* extrachorionale Blase, *D.* Darm, *m.* Muscularis uteri, *Ut.Schl.* Uterusschleimhaut. Nach Newman und Petterson (18).

Aus allen hier angeführten Angaben geht also hervor, daß in der jetzigen Literatur die Genese der monochorialen Mehrlinge auf die Teilung des bereits angelegten Keimes zurückgeführt wird. Daß solche Keimteile ein Ganzes nach Ablauf einer Reihe von Regulations- und Bildungsvorgängen ergeben können, geht schon aus den entwicklungsmechanischen Studien von Driesch, Wilson u. a. hervor. Wir werden zu dem Problem der Bildungspotenz noch später zurückkehren. Aber diese Tatsache hat noch eine andere Bedeutung: wir sehen nämlich, daß sich hier der Keim auf vegetativem Wege fortpflanzt, so daß jedem geschlechtlichen Vermehrungsakt ein ungeschlechtlicher nachfolgt. Mit Recht behauptete also Jhering, daß auch bei höheren Tieren eine Metagenese stattfindet. Rein biologisch genommen stellt also eine jede geborene Generation der Gürteltiere, wahrscheinlich

auch eine jede Generation der monochorialen Zwillinge beim Menschen eigentlich eine Enkelgeneration der erwachsenen Individuen dar, die sie geboren haben. Die elterliche Generation existiert nicht mehr, sie hat sich gleich am Anfang ihrer Entwicklung geteilt und der neuen Generation Ursprung gegeben.

Literatur.

(Kapitel IV. I. 3. u. 4.)

1. **Ahlfeld,** *Beiträge zur Lehre von den Zwillingen. Arch. f. Gynäkol., Bd. 9 (1876).*
2. *— Idem. Ebenda, Bd. 11 (1877).*
3. *— Lehrbuch der Geburtshilfe, 1894.*
4. **Albrecht,** *Künstliche Befruchtung. Wochenschr. f. Tierheilk. u. Viehzucht, Jahrg. 39.*
5. **Boveri, T.,** *Zellenstudien, Heft 6, Jena 1907.*
6. **Bumm, E.,** *Grundriß zum Studium der Geburtshilfe, Wiesbaden 1902.*
7. **Chelchowski,** *Die Sterilität des Pferdes, Wien 1894.*
8. **Fernandez, M.,** *Beiträge zur Embryologie der Gürteltiere. 1. Zur Keimblätter-inversion und spezifischen Polyembryonie der Mulita (Tatusia hybrida Desm.). Morph. Jahrb., Bd. 39 (1909).*
9. **Gautier,** *La fécondation artificielle, Paris 1889.*
10. **Gerhardt, U.,** *Studien über den Geschlechtsapparat der weiblichen Säugetiere. Die Ueberleitung des Eies in die Tuben. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 39 (1904).*
11. **Hoefer, P. A.,** *Beitrag zur Histologie der menschlichen Spermien und zur Lehre von der Entstehung menschlicher Doppel(miß)bildungen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 74 (1909).*
12. **v. Jhering, H.,** *Ueber die Fortpflanzung der Gürteltiere. Sitz.-ber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wiss., Heft 47, 1885.*
13. *— Ueber Generationswechsel bei Säugetieren. Arch. f. Anat. u. Physiol., Pysiol. Abt., 1886.*
14. **Kehrer,** *Die Zusammenziehungen des weiblichen Genitals. Beitr. z. vergl. u. exper. Geburtshilfe, 1864.*
15. **Leopold, G.,** *Die Ueberwanderung der Eier. Eine experimentelle Studie. Arch. f. Gynäkol., Bd. 16 (1880).*
16. **Marshall, F.,** *The physiology of reproduction. New-York, Bombay and Calcutta 1910.*
17. **Newman, H. H.,** *and* **Patterson, J. T.,** *The a case of normal identical quadruplets in the nine-banded Armadillo and its bearing on the problems of identical twins and of sex determination. Biol. Bull., Vol. 17 (1909).*
18. *— The development of the nine banded Armadillo from the primitive streak stage to birth; with especial reference to the question of specific polyembryony. Journ. of Morphology. Vol. 21 (1910).*
19. **Powierza, St.,** *Ueber Aenderungen im Bau der Ausführwege des weiblichen Geschlechtsapparates der Maus, während ihres postembryonalen Lebens. Bull. de l'Acad. des Sc. Cracovie, 1912.*
20. **Rosner, A.,** *Sur la genèse de la grossesse gémellaire monochoriale. Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie, 1901.*
21. *— O powstawaniu ciaży bliźniaczej monochorialnej. Rozpr. Akad. Umiej. Wydz. mat. przyr. Kraków, 1901.*
22. **Rouget, Ch.,** *Recherches sur les organes érectiles de la femme sur l'appareil musculaire dan leurs rapports avec l'ovulation et la menstruation. Journ. de Physiol. (Brown-Seqsuard), T. 1 (1858).*
23. **Sobotta, J.,** *Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 45 (1895).*
24. **Spallanzani,** *Dissertations, London 1784.*
25. **Widakowitch, V.,** *D'un cas de double formation embryonnaire pendant le stade de ligne primitive (rat). Rev. de la Clin. obst. et gynéc., Ann. 7, Venezuella 1912.*

5. Inzucht.

Im Kapitel über Begattung habe ich mehrmals darauf hingewiesen, daß neben den häufigsten Fällen, in denen das Ei des einen Individuums mit dem Samen eines anderen befruchtet wird, auch Fälle der Selbstbefruchtung vorkommen, in denen sich von einem

und demselben Individuum erzeugte Geschlechtselemente befruchten und dann den Ausgangspunkt für die Entwicklung bilden. Ein solcher Zeugungstypus kann als Inzucht bezeichnet werden. Im weiteren Sinne dieses Wortes sollten eigentlich alle diejenigen Fälle „Inzucht“ genannt werden, in denen keine Einmischung einer aus entfernterer Quelle stammenden Zeugungssubstanz stattfindet, und wo also die lebendige Substanz aufeinanderfolgender Generationen stets die kontinuierliche Fortsetzung einer bestimmten Partikel der lebendigen Materie bildet. Als Extrem in dieser Beziehung müßte demnach derjenige Fortpflanzungstypus gelten, welcher in der modernen Vererbungslehre als „reine Linie“ bezeichnet wird (Johannsen). „Eine reine Linie“ ist der Inbegriff aller Individuen, welche von einem einzelnen, absolut selbstbefruchtenden homozygotischen Individuum abstammen. Und dabei ist es selbstverständlich eine Voraussetzung, daß Selbstbefruchtung auch fortan geschieht — sonst hätte man Kreuzung“ (Johannsen, 3, p. 133). Bei denjenigen Tiertypen, bei denen die Fortpflanzung durch konstante Parthenogenese oder Selbstbefruchtung vor sich geht, haben wir mit lange dauernder Inzucht zu tun. Im Pflanzenreiche kann die Fortpflanzung mit solcher Inzucht auch eine Reihe von Generationen umfassen, ohne daß hierdurch irgendwelche Kennzeichen von Entartung ausgelöst würden. Bei Tieren hat man auf Grund morphologischer Untersuchungen der Körperstruktur und des Verlaufes der Fortpflanzungsakte den Eindruck, als ob diese extreme, also z. B. durch beständige Selbstbefruchtung oder konstante Parthenogenese herbeigeführte Inzucht durch besondere Einrichtungen im Bau des Genitalapparates und dem Verlauf des Fortpflanzungsprozesses vermieden werde. Im Kapitel über Hermaphroditismus habe ich bereits darauf hingewiesen (vergl. p. 652 u. ff.): die Protandrie und Protogynäcie bei Hermaphroditismus, die Unmöglichkeit der Befruchtung der weiblichen Geschlechtselemente bei manchen Formen (aus dem Stamme der Tunikaten) durch die Spermatozoen eines und desselben Individuums, die anatomischen Einrichtungen, die die Selbstbegattung unmöglich machen (bei manchen Würmern, bei manchen Mollusken), die Auswanderung der neu erzeugten geschlechtsreifen Individuen aus dem heimatlichen Neste, was z. B. bei Ameisen, Termiten, Bienen, Wespen u. a. vorkommt — das sind alles Einrichtungen, welche als der Inzucht entgegenwirkende Faktoren gedeutet werden.

Aber der Begriff der Inzucht ist eigentlich noch weiter: er umfaßt auch diejenigen Fortpflanzungsakte, wo die geschlechtliche Zeugung sich zwischen blutsverwandten Individuen vollzieht. Sensu stricto haben wir es hier schon mit Kreuzung zu tun, diese Kreuzung findet jedoch entweder zwischen Eltern und Kindern oder zwischen Geschwistern statt, stets aber noch in einer Familie.

Wie die Inzucht auf die Beschaffenheit der nachfolgenden Generationen wirkt, kann nur durch ausgedehnte Zuchtkulturen und Experimente ermittelt werden. Ein Teil solcher Versuche bezieht sich auf die extremen Fälle der Inzucht, d. i. auf die Beobachtung der durch konstante Parthenogenese erzeugten Generationen, die andere Serie der Versuche betrifft die Inzucht durch geschlechtliche Zeugung zwischen Blutsverwandten. Die Experimente über Inzucht müssen — wie bereits Darwin hervorgehoben hat — durch eine Reihe von Generationen geführt werden. Die Wirkung der Kreuzung ist an

den Nachkommen sofort deutlich zu sehen, dagegen äußert sich die Wirkung der Inzucht erst nach Ablauf von vielen Generationen.

Zu der ersten Kategorie der Beobachtungen gehören die wertvollen Angaben von MAUPAS (6), welcher an parthenogenetisch sich fortpflanzenden Nematoden wie *Rhabditis elegans* und *Rhabditis Causanelli* arbeitete. Drei Kulturen umfaßten 41, 49 und 52 Generationen und der Wert so langer Beobachtungsserien kann am besten beurteilt werden, wenn man sich solche Versuche am menschlichen Material ausgeführt denkt. Da durchschnittlich drei Menschengenerationen auf ein Jahrhundert gerechnet werden können, so könnten die schädlichen Wirkungen planmäßig fortgesetzter Versuche mit Inzucht beim Menschen erst nach 17 Jahrhunderten ein so eklatantes Resultat ergeben, wie es hier in verhältnismäßig kurzer Zeit erreicht wurde.

Aus den Studien von MAUPAS (5) hat sich ergeben, daß solche längere Zeit durch Inzucht fortgepflanzte Kulturen später oder früher zugrunde gingen. Diese Degeneration äußert sich entweder dadurch, daß die Embryonen abortiv werden („avortement des embryons“) und nicht einmal das Stadium des Ausschlüpfens erreichen, oder daß sie nicht imstande sind sich zu ernähren und deshalb nicht zur Geschlechtsreife kommen, oder endlich, daß sie vollkommene Sterilität der Geschlechtsdrüse aufweisen und deshalb keine weitere Nachkommenschaft erzeugen können.

An Rotatorien wurde neuerdings ebenfalls auf diesem Gebiete gearbeitet.

SHULL (7) hat kürzlich Experimente über Inzucht bei *Hydatina senta* durchgeführt. Bekanntlich kann die Zeugung entweder durch Befruchtung oder auf parthenogenetischem Wege bei diesem Tier zustande kommen (vergl. p. 537 u. ff.). Die ganze Kultur von SHULL stammte von einem einzigen Weibchen, welches aus Befruchtungszeugung hervorging. Von diesem Weibchen wurden 12 Generationen parthenogenetisch erzeugt. Eine Anzahl von Männchen und Weibchen, welche zu diesen Generationen gehörten, wurden gepaart und auf diese Weise eine beträchtliche Menge von Befruchtungseiern gewonnen. Es stellte sich hierbei heraus, daß die Befruchtungseier verschiedener Familien nicht die gleiche Ausschlüpfungskraft besaßen; bei einer Familie gelangten nur wenige, bei einer anderen viele Eier zum Ausschlüpfen. Nun isolierte SHULL zwei von den am frühesten ausgeschlüpften Individuen zu weiterer Kultur, und zwar eines aus einer solchen an lebensfähiger Nachkommenschaft armen und das andere aus einer an starker Nachkommenschaft reichen Familie, um von diesen zwei Weibchen zwei parthenogenetische Linien zu züchten. In jeder Linie ließ er hernach einige Weibchen mit Männchen von derselben Linie sich paaren und leitete aus jedem befruchteten Ei eine neue parthenogenetische Linie. In jeder Linie sorgte er stets für strenge Inzucht und beobachtete nun den Entwicklungsgang der Zeugungskraft in den nachfolgenden Generationen.

Als Kriterium der Fruchtbarkeit wurden von SHULL folgende Merkmale verwendet:

1) Die Größe der Familie des parthenogenetischen Weibchens. Die durchschnittliche Größe jeder Familie wurde nach der Größe einzelner parthenogenetischer Linien beurteilt.

2) Die Größe der Familie des Sexualweibchens. In dieser Hinsicht fand er, daß bloß die Weibchen und nicht die Männchen den Ausschlag geben.

3) Die Anzahl der an einem Tage abgelegten Eier.

4) Die Anzahl der Tage, welche zur Erreichung der Maturität nötig sind. Es kommt hier diejenige Zeit in Frage, welche vom Augenblick der Eiablage bis zum Zeitpunkt, in dem das daraus ausgeschlüpfte Weibchen die Eier abzulegen beginnt, verfließt.

5) Das Verhältnis der Fertilität der aufeinanderfolgenden Generationen. Der Experimentator hat nämlich darauf geachtet, diejenigen Exemplare, bei denen die Fruchtbarkeit als herabgemindert erschien, zur Zeugung nicht mehr zu verwenden, sondern durch ein Individuum der nächsten Generation mit größerer Fruchtbarkeit zu ersetzen. Mit der Abnahme der Fruchtbarkeit mehrten sich immer Fälle, in welchen die erste Tochtergeneration durch spätere Mitglieder der Familie ersetzt werden mußte.

6) Die Schwierigkeiten der Zucht.

Die Untersuchungen, welche von Shull mit diesen Methoden durchgeführt wurden, ergaben, daß bei längerer Fortdauer der Inzucht die Fruchtbarkeit der Generationen in der Tat immer mehr herabgesetzt wird; dieses Resultat ergibt sich aus der Berücksichtigung aller hier aufgezählten Kriterien.

Shull (7) zieht zur Erklärung der Fruchtbarkeitsverminderung bei Inzucht auch physiologische Ansichten aus dem Gebiete der Befruchtungslehre heran und greift vor allem auf die Theorie von F. R. Lillie (5) zurück, nach welcher das Wesen der Befruchtung in der Erhöhung des Materieaustausches zwischen Kern und Protoplasma besteht. Er nimmt an, daß die Fertilität der Tiere von dem Tempo des Metabolismus im Organismus abhängt: ist nämlich in dem Protoplasma stets derselbe Kernapparat vorhanden, so muß der Reiz für den Stoffwechsel zwischen den Zellkomponenten viel schwächer sein als bei Erneuerung des Kernapparates. Darin liege eben die Abnahme der Fertilität durch Inzucht.

Diese Regel von einer durch Parthenogenese im Laufe der Generationen bewirkten Entartung ist jedoch nicht allgemein gültig, denn dagegen spricht schon der Umstand, daß im Bereich gewisser Arten die Parthenogenese als konstanter Fortpflanzungstypus auftritt. Weismann (8) hat männchenlose Zuchten von Muschelkrebsen (*Cypris repetans*) durch 16 Jahre fortgeführt und in dieser Zeit etwa 80 Generationen auf parthenogenetischem Wege erhalten, ohne daß die Tiere etwas von ihrer enormen Fruchtbarkeit und Lebenskräftigkeit eingebüßt hätten. Eine analoge Beobachtung kann man nach Weismann in freier Natur mit der Rosen-Gallwespe (*Rhodites rosae*) machen, die sich trotz rein parthenogenetischer Fortpflanzung der größten Fruchtbarkeit erfreut und deren weibliche Tiere nicht selten über 100 Eier in eine Knospe ablegen.

Zu wesentlich anderen Resultaten gelangten Weismann und Guaita (8) in einer Reihe von Experimenten, in denen es sich um Kreuzung blutsverwandter Individuen handelte. Eine in strenger Inzucht geführte Mäusekultur ergab, daß die Fruchtbarkeit solcher Tiere sehr schnell herabgesetzt wird. Während bei den Mäusen gewöhnlich mehrere Junge bei einer Geburt geworfen werden, verminderte sich infolge der Inzucht die Anzahl der Mehrlinge rasch

von Generation zu Generation. Die folgende Tabelle illustriert die durch Inzucht bewirkte rasche Fruchtbarkeitsabnahme.

In der	1.—10.	Generation	entfielen	im	Durchschnitt	auf	einen	Wurf	6,1	Junge
„ „	11.—20.	„	„	„	„	„	„	„	5,6	„
„ „	21.—29.	„	„	„	„	„	„	„	4,2	„
„ „	30.—31.	„	„	„	„	„	„	„	3,5	„
„ „	32.—33.	„	„	„	„	„	„	„	3,6	„
„ „	34.—35.	„	„	„	„	„	„	„	2,9	„

Aehnliche mit Ratten von R. Boas (1) ausgeführte Experimente ergaben dasselbe Resultat und es wurde dabei auch eine beachtenswerte Begleiterscheinung festgestellt; gleichzeitig mit der Abnahme der Fruchtbarkeit stieg bei den in Inzucht kultivierten Tieren die Sterblichkeit und das Gewicht der Tiere erreichte nicht die gewöhnliche Norm.

Man spricht oft auch von Entartungserscheinungen bei Menschen infolge von Inzucht. Hier ist allerdings zu beachten, daß die schädliche Wirkung der Begattung zwischen Blutsverwandten sich besonders bei bereits vorhandener Disposition zu gewissen krankhaften Zuständen in den betreffenden Familien so rasch äußern muß.

Die Unfruchtbarkeit, welche bei den sich durch Inzucht fortpflanzenden Tieren und Menschen auftritt, wurde bisher meines Wissens kausal nicht näher erforscht. Endlich möchte ich noch hervorheben, daß die schlimmen Folgen der Zeugung durch Inzucht auch außerhalb der parthenogenetischen Fortpflanzung durchaus nicht als eine allgemein gültige Regel hingestellt werden dürfen, denn die amerikanischen Autoren Castle, Carpenter, Clark, Mast und Barrows (2) stellten auf Grund ihrer umfangreichen Versuche fest, daß bei einer kleinen Obst- oder Traubenfliege (*Drosophila ampelophila*) trotz streng durchgeführter Inzucht keine Abnahme der Fruchtbarkeit stattfindet. Dieses Material eignet sich ausgezeichnet zu derartigen Versuchen, da sich diese Insekten das ganze Jahr bei gewöhnlicher Zimmertemperatur vermehren. Der Entwicklungszyklus, von Anfang der Geschlechtsreife eines Individuums bis zur Geschlechtsreife der nächsten Generation gerechnet, dauert nur 12—20 Tage, so daß man in ungefähr 3 Wochen schon eine neue Generation haben kann. Durch $3^1/_2$ Jahre erhielten die Autoren 59 Generationen, wobei beständig Geschwister gepaart wurden. Die Temperaturverhältnisse der äußeren Umgebung wurden bei Experimenten stets berücksichtigt. Trotz intensiver Inzucht wurde, abgesehen von unbedeutenden Schwankungen in Plus und in Minus, ungefähr dieselbe Fruchtbarkeit (280 Junge aus einem Paar) konstatiert. Das Nachlassen der Fertilität infolge der Inzucht trat hier also nicht auf.

Weitere Forschungen auf diesem Gebiete wären aber noch sehr erwünscht, und zwar sollten noch die zytologischen Verhältnisse in den Gonaden resp. die histologischen Veränderungen in der Funktion der akzessorischen Drüsen des Geschlechtsapparates, welche besonders bei Herabsetzung der Fertilität auftreten müssen, berücksichtigt werden.

Literatur.

Inzucht.

1. ***Boas, R.***, *Untersuchungen über die Folgen der Zucht in engster Blutsverwandtschaft. Biol. Ctbl., Bd. 14 (1894).*
2. ***Castle, K. E., Carpenter, F. W., Clark, A. H., Mast, S. O.*** *and* ***Barrows,***

W. H., The Effects of Inbreeding, Cross-Breeding and Selection upon the Fertility and Variability of Drosophila. Proc. of the Americ. Acad. of Arts and Sciences, Vol. 41 (1906).
3. **Johannsen, W.,** *Elemente der exakten Erblichkeitslehre, Jena (Fischer) 1909.*
4. **Korschelt** *und* **Heider,** *Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena (Fischer) 1902—1910.*
5. **Lillie, F. R.,** *Studies of Fertilisation Nereis. IV. The fertilizing power of portions of the spermatozoon. Journ. of exp. Zool., Vol. 12 (1912).*
6. **Maupas, E.,** *Modes et formes de reproduction des Nématodes. Arch. de Zool. expér. Sér. 3, T. 8, p. 190.*
7. **Shull, A. F.,** *The influence of inbreeding on vigor in Hydatina senta. Biol. Bull., Vol. 24 (1912).*
8. **Weismann, A.,** *Vorträge über Deszendenztheorie, Jena (Fischer) 1902.*

K. Der Befruchtungsvorgang, sein morphologischer Verlauf. Die Befruchtung als das die Entwicklung erregende Moment.

Im vorhergehenden haben wir gehört, daß die in der Nähe der weiblichen Geschlechtselemente sich befindenden Spermatozoen sich den Eiern nähern, in dieselben eindringen, um in dem sogenannten Befruchtungsvorgang mit ihnen zu verschmelzen. Dieser Prozeß der Befruchtung ist für die Zeugungsphysiologie von prinzipieller Bedeutung: im Befruchtungsvorgang sind in physiologischer Hinsicht zwei Hauptmomente zu unterscheiden: das erste besteht in der Anregung zur Entwicklung, welche durch diesen Prozeß ausgelöst wird, das andere in der Uebertragung der elterlichen Merkmale auf die aus dieser Verschmelzung der Keimzellen hervorgehenden Nachkommen. Die letztere Fähigkeit nennen wir bekanntlich Vererbung.

1. Morphologie der Befruchtung.

Um die Analyse der physiologischen Momente besser zu verstehen, müssen wir uns vorher mit den wichtigsten morphologischen Erscheinungen vertraut machen.

Die Befruchtung bei Protozoen wurde in morphologischer Beziehung vielfach gründlich untersucht. Es lassen sich da zwei Haupttypen des Befruchtungsprozesses bei Protozoen unterscheiden: vollständige Verschmelzung der beiden Partner bezeichnen die Protistologen als Kopulation, hingegen temporäre Vereinigung der beiden Individuen mit Austausch der Kernsubstanzen als Konjugation. Verschiedene Uebergangsformen kommen auch vor.

Der Kopulationsvorgang spielt sich bei entsprechend dazu angepaßten Protistenindividuen ab, und solche Exemplare nennen wir Gameten. Sind die beiden kopulierenden Individuen von gleicher morphologischer Beschaffenheit, so hat man es mit der sogenannten isogamen Kopulation zu tun. Einen solchen Typus in ganz einfacher Form finden wir z. B. bei dem von Schaudinn untersuchten *Trichosphaerium Sieboldi*. Fig. 195 A stellt die Gameten dieser Foraminifere dar, welche durch Zerfall eines Individuums in zahlreiche mit je zwei Geißeln versehene Elemente entstanden sind. Fig. 195 B illustriert den Verschmelzungsprozeß von zwei Gameten; hat sich dieser vollzogen, so werden die Geißeln abgeworfen (Fig. 195 C), die Karyogamie findet statt (Fig. 195 D), und auf diese Weise entsteht die sogenannte Zygote, welche sich durch neue Fortpflanzungskraft auszeichnet.

Die zweite Form der Kopulation bildet die sogenannte anisogame Kopulation, bei welcher die Gameten sich durch Größe, Bau oder sonstige morpho-

logische Eigenschaften voneinander unterscheiden. Es herrscht hier eine große Mannigfaltigkeit in dem Grade der Unterschiede zwischen den beiden kopulierenden Gameten. Als Beispiel dieser Befruchtungsform können die bereits beschriebenen (p. 681 und 682) Geschlechtsverhältnisse von *Adelea ovata* dienen, die wir aus der Arbeit von SIEDLECKI (200) kennen. In Fig. 117 (p. 681) ist ein Makro- und ein Mikrogametocyt abgebildet, und wir sehen, wie im letzteren sich einzelne Gameten (Mikrogameten) differenzieren. Fig. 118 stellt das Stadium dar, in welchem der männliche Gamet in den weiblichen Makrogametocyten eingedrungen ist und durch das der Befruchtungsprozeß eingeleitet wird. Die Karyogamie sehen wir in Fig. 119, in welcher die sowohl im männlichen als im weiblichen Vorkern eingetretenen Veränderungen wahrnehmbar sind.

Auch der Konjugationsprozeß kann als iso- und anisogame Konjugation verlaufen, je nachdem sich gleich aussehende oder morphologisch verschieden ausgestaltete Individuen temporär vereinigen.

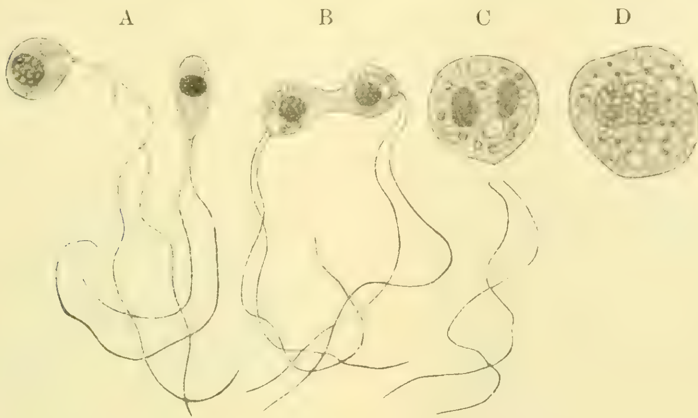


Fig. 195. (A) Isogameten von *Trichosphaerium Sieboldi* und ihre Kopulation (B—D). Nach SCHAUDINN aus DOFLEIN (46).

Die isogame Konjugation vollzieht sich z. B. bei den Infusorien. Bekanntlich zeichnet sich diese Protistengruppe durch den Besitz des sogenannten Makro- und Mikronucleus aus. Dem letzterwähnten Teil des Kernapparates fällt die aktive Rolle beim Fortpflanzungsvorgange zu. Fig. 196, welche der Arbeit von H. HOYER (96) entnommen ist, stellt die erste Phase der Konjugation bei dem Infusorium *Colpidium colpoda* dar. Die konjugierenden Individuen sind fast miteinander vereinigt. Der Mikronucleus teilt sich durch zweimalige Mitose, so daß aus dieser Vermehrung vier Mikronuclei in jedem Individuum resultieren. Sodann treten alle vier Mikronuclei jedes der beiden Individuen wieder in Spindelbildung ein, drei von ihnen erfahren jedoch während dieser Teilung eine Degeneration, so daß nur ein Mikronucleus (Fig. 197) in jedem Partner die Kernteilung zu Ende bringt. In jedem Infusor entstehen daraus zwei Tochterkerne (Fig. 198), von denen der eine als stationärer Kern, der andere als Wanderkern bezeichnet wird. Der erstere verbleibt im Ruhestadium in der Mitte des Zelleibes jedes der beiden Partner, der letztere hingegen nähert sich der Scheidewand der beiden Konjugierenden, es entsteht ein ovaler Spalt in dem Septum, durch welchen die beiden Kerne aneinander vorbei in das Nachbartier gleiten (Fig. 199). Nach der Mehrzahl der Autoren, welche auf diesem Gebiete gearbeitet haben, erfolgt jetzt eine weitere Verschiebung der in das Protoplasma des Partners eingewanderten Wanderkerne, und zwar soll



Fig. 196.



Fig. 197.



Fig. 198.



Fig. 199.

Fig. 196—199. Konjugation bei *Colpidium colpoda*. Nach Hoyer (96). Fig. 196 Anfangsstadium der Konjugation. Tiefschwarz Mikronuclei. Punktiert und größer Makronuclei. Fig. 197. Oben Teilungsspindel der Mikronuklei: dritte Teilung in stationären und Wanderkern. Unten bei dem Makronucleus 3 Kerne in Reduktion begriffen. Fig. 198. Bei der Scheidewand Wanderkerne, unten bei dem Makronucleus stationäre Kerne und Reste der früheren Teilungen. Fig. 199. Wanderkerne im Durchtritt durch die Scheidewand.

jeder Wanderkern sich dem stationären Kerne des Gegenkonjugaten nähern und mit ihm verschmelzen, wodurch sich der eigentliche Befruchtungsprozeß vollzieht. In Fig. 200, die dem Werke von Doflein entnommen wurde, sind bereits die Befruchtungs- (*nbf*) und Teilungsspindeln (nf_1) dieses Kernapparates zu sehen. Jeder der beiden Konjugaten erhält dadurch nur einen Mikronucleus, es hat sich der Austausch eines Teiles der Kernsubstanz vollzogen, und die plasmatische temporäre Vereinigung beider Organismen wird jetzt aufgelöst. Die Reste der Mikro-

nuklei und des Makronucleus gehen durch Resorption zugrunde (Fig. 197—200). Erst später, oft in weiteren Generationen wird die völlig normale Struktur der Plasmaorganisation und des Kernapparates hergestellt.

Die anisogame Konjugation werden wir hier nicht besonders schildern, da sie in Hauptzügen so verläuft, wie eben auseinandergesetzt wurde, auch wenn die konjugierenden Individuen oft stark voneinander differieren.

Da die Befruchtung bei Metazoen in vielen Lehr- und Handbüchern der Embryologie gründlich geschildert wird[1]) wollen wir hier nur die allerwichtigsten Stadien kurz besprechen: Das Spermatozoon kann entweder in ein reifes oder in ein unreifes Ei, d. h. in die Ovocyte I. Ordnung eindringen. In letzterem Fall verlaufen die Reifungsteilungen, welche die Ovocyte in das reife Ei umwandeln, bei Anwesenheit des Spermatozoons. Wenn jedoch das Spermatozoon in das reife Ei eingedrungen ist, gestaltet sich der Verlauf der Befruchtung bedeutend einfacher, und deshalb möchte ich ihn zuerst besprechen. Als Beispiel mögen die Echinideneier dienen, und ich lasse hier an der Hand der aus der Arbeit v. KOSTANECKIS (94) reproduzierten Abbildungen eine Beschreibung der aufeinander folgenden Stadien folgen. Fig. 201 stellt ein Ei gleich nach dem Eindringen des Spermatozoons dar. Wir sehen, daß die Geißel in diesem Fall nicht eingedrungen ist. Nach der Mehrzahl der Autoren trennt sich die Geißel von dem Kopf ab und bleibt außerhalb des Eies. Neuerdings



Fig. 200 A und B. Konjugation bei *Paramaecium putrinum*. Befruchtungsstadium. Die Wanderkerne haben mit stationären Kernen zusammen die Befruchtungsspindel (*nbf*) ausgebildet. *Nt* zerfallende Trümmer des Makronucleus, *nr* die drei zugrunde gehenden Mikronuklei, nf_1 Teilungsspindel der Kerne. Nach DOFLEIN (46).

wird aber berichtet, daß auch der Schwanz des Samenfadens in das Ei eindringt. Diese Anschauung hat zuerst nur RIESS vertreten. In neuester Zeit ist von DANTON (38) das Eindringen der Geißel in das Ooplasma genau beobachtet worden. Fig. 201 a stellt einen Teil des *Paracentrotus*-Eies dar, in welchem der ganze Samenfaden enthalten ist. Der Kopf des Spermatozoons, welcher samt dem Mittelstück und eventuell der Geißel in das Ooplasma eingedrungen ist, war zuerst mit seinem Perforatorium gegen das Eizentrum gerichtet. Sodann beginnt gewöhnlich eine Drehung[2]) des Kopfes; er wendet sich nämlich mit dem Mittelstück gegen den Eikern (Fig. 202). Gleichzeitig erscheint in dem Eiprotoplasma die Strahlung, welche auf das bekanntlich in dem Mittelstück liegende Zentriol des Samenfadens

1) Vergl. in dieser Beziehung R. HERTWIG (81), KORSCHELT und HEIDER (93), BOVERI (23, 25), WILSON (210), GURWITSCH (65) u. a.

2) DANTON gibt an, daß sich eine solche Drehung nicht immer nachweisen läßt.

zentriert ist. Der Samenkopf verschiebt sich in dem Eiprotoplasma und nähert sich dem Eikerne immer mehr (Fig. 203). Während dieser ganzen Wanderung schreitet das immer deutlicher wahrnehmbare Zentriol dem Kopfe voran, und mit ihm verschiebt sich die oben erwähnte plasmatische Strahlung in die unmittelbare Nähe des Eikerns. Die beiden Vorkerne, d. h. der weibliche und der männliche Geschlechtskern, legen sich aufeinander (Fig. 204) und verschmelzen, wie aus Fig. 205 ersichtlich ist zu einem ungefähr einheitlichen morphologischen Gebilde. Die Derivate einzelner Vorkerne lassen sich jedoch noch eine Zeitlang in dem neu entstandenen Kerne, welcher als Furchungskern bezeichnet wird, verfolgen. Nachdem die Vorkerne den Furchungskern ausgebildet haben, wird das vom Spermatozoon herstammende Zentriol geteilt. Die zwei aus dieser Teilung hervorgegangenen neuen Zentriolen rücken auseinander, zwischen ihnen erscheint eine aus achromatischen Fäden bestehende Spindel, und gleichzeitig beginnen die Veränderungen in der Struktur des



Fig. 201.

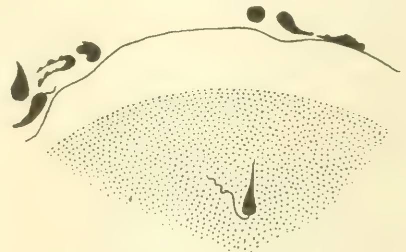


Fig. 201 a.

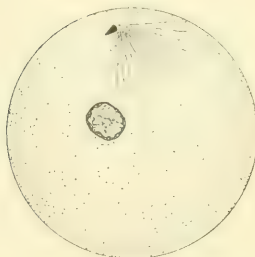


Fig. 202.

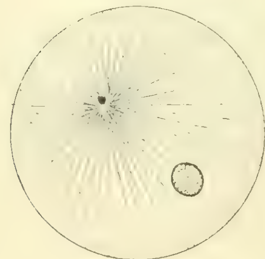


Fig. 203.

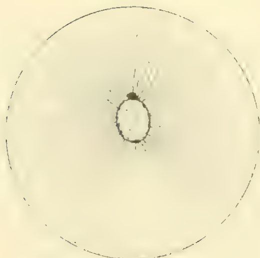


Fig. 204.

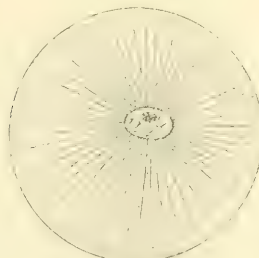


Fig. 205.

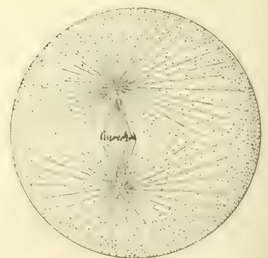


Fig. 206.

Fig. 201—206. Aufeinander folgende Befruchtungsstadien von *Echinus microtuberculatus*. Nach v. Kostanecki (94).

Fig. 201 a. Befruchtung von *Paracentrotus lividus*. Das ganze Spermatozoon (samt der Geißel ist im Ei wahrnehmbar). Nach Danton (38).

Furchungskernes. Die Kernmembran schwindet (ein Umstand, dem von gewissen Autoren prinzipielle Bedeutung zugeschrieben wird), die einzelnen Chromosomen sondern sich so, daß sie vollkommen voneinander abgetrennte Segmente bilden und in die Furchungsspindel einrücken. Jetzt beginnt der karyokinetische Prozeß (Fig. 206), den wir hier nicht speziell zu schildern brauchen; er verläuft nach dem allgemein aus den Prinzipien der Cytologie bekannten Schema. Als Resultat dieser Karyokinese ergibt sich die Ausbildung von zwei ersten Furchungszellen, die wir als Blastomeren bezeichnen. Der embryonale Organismus bildet sich durch die aufeinander folgenden Teilungen der primitiven Blastomeren.

Der Verlauf des Befruchtungsvorganges ist in dem zweiten Typus der Tiere, deren weibliche Geschlechtselemente erst nach dem Eindringen der Spermatozoen in die Ovocyten reifen, etwas mehr kompliziert. Diese Komplikation besteht darin, daß, nachdem der Samenfaden in das unreife Ei eingedrungen ist und gewisse Veränderungen in dem Eiprotoplasma hervorgerufen hat, der Eikern erst die Reifungsteilungen mit der Bildung der Richtungskörper durchmacht. Den Verlauf dieses Typus des Befruchtungsvorganges illustriert uns Fig. 207—216. Die Abbildungen sind der Arbeit v. KOSTANECKIS (97) entnommen und stellen den Befruchtungsvorgang dar. In Fig. 207 sehen wir die Ovocyte I. Ordnung vor dem Beginn des Reifungs- und Befruchtungsprozesses. Fig. 208 veranschaulicht die erste Karyokinese des weiblichen Vorkerns, welche der Bildung des ersten Richtungskörpers vorangeht, das Spermatozoon ist bereits in das Ei eingedrungen, sein Kopf ist links unter der Eioberfläche wahrnehmbar. In Fig. 209 ist das weitere Stadium der Bildung des I. Richtungskörpers sichtbar, die dazu bestimmte karyokinetische Figur hat sich so weit unter die Eioberfläche verschoben, daß sich am Ei ein plasmatischer Hügel erhob. Der Spermakopf verhält sich im Eiprotoplasma bis dahin passiv; ohne in das Ruhestadium überzugehen, tritt der weibliche Kern sofort nach dem Abschnüren des I. Richtungskörperchens in die nächste Mitose ein (Fig. 210), deren Zweck es ist, das II. Richtungskörperchen auszubilden. Um das Zentriol des Spermatozoons herum erscheint die deutliche

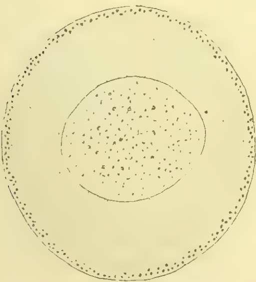

Fig. 207.


Fig. 208.


Fig. 209.

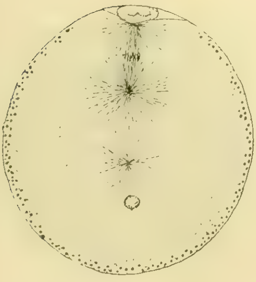
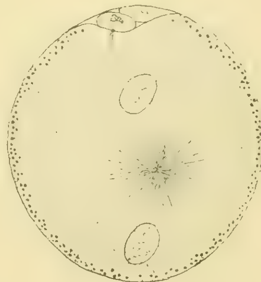

Fig. 210.


Fig. 211.


Fig. 212.

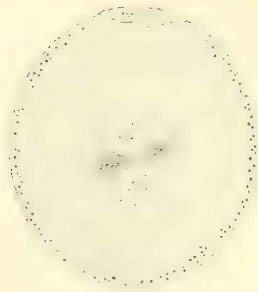


Fig. 213.

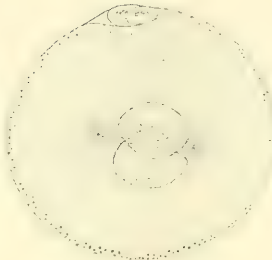


Fig. 214.

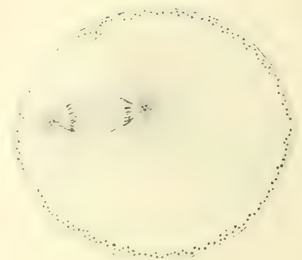


Fig. 215.

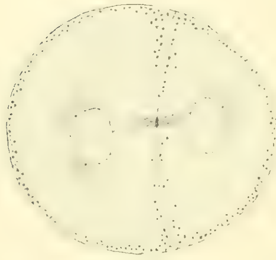


Fig. 216.

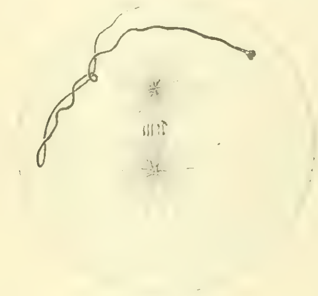


Fig. 217.

Fig. 207—216. Reifung, Befruchtung und erste Furchungsteilung bei dem Mollusken *Mactra*. Nach v. Kostanecki (97).

Fig. 217. Befruchtung von *Physa fontinalis* Das Spermatozoon mit der ganzen Geißel im Ei. Nach Kostanecki und Wierzejski (103).

Strahlung. In Fig. 211 ist die definitive Ausbildung des II. Richtungskörperchens und das Aufschwellen des Spermakopfes zu sehen. Fig. 211—214 zeigen, wie sich die beiden Vorkerne in dem bereits reifen Ei einander nähern und aufeinanderlegen (Fig. 214), Fig. 214—215 gibt zwei karyokinetische Stadien der ersten Furchungsphase wieder, aus welcher das Zweiblastomerenstadium (Fig. 216) resultiert. Wir sehen, daß sich die Kerne der beiden Blastomeren zur nächsten Furchungsmitose anschicken.

Ergänzungsweise möchte ich noch erwähnen, daß bei manchen Tieren beim Befruchtungsprozeß das Eindringen auch des Spermatozoonschwanzes in das Ei recht deutlich zu sehen ist, so daß nicht nur die Verschmelzung der Kerne, sondern auch der plasmatischen Teil der Geschlechtselemente stattfindet. Das Eindringen der Geißel in das Ei ist z. B. bei *Physa fontinalis* (Fig. 217) sehr schön sichtbar (Kostanecki und Wierzejski [103]).

Für die Physiologie der Zeugung wäre es von prinzipieller Bedeutung, zu ermitteln, was eigentlich das Wesen des Befruchtungsprozesses bildet. Ich habe bereits oben darauf hingewiesen, daß bei gründlicherer Betrachtung dieser so wichtigen Erscheinung uns zwei gesonderte Probleme entgegentreten: 1) das Wesen der Entwicklungserregung, der die Befruchtung zugrunde liegt, und 2) die Analyse der Vererbungserscheinung, welche mit dem Befruchtungsprozeß als dem Vorgange der Verschmelzung von zwei elterlichen Keimzellen im innigsten Zusammenhange steht. Wir wollen zuerst das erste Problem, also das Wesen der Entwicklungserregung näher analysieren.

2. Folgeerscheinungen der Befruchtung, entwicklungserregende Momente.

Die Erscheinungen, welche dem Befruchtungsprozeß nachfolgen, sind bei den Protozoen und Metazoen von verschiedenem Charakter. Bei den Protozoen folgt oft der Befruchtung ein Ruhestadium nach. Die Tiere enzystieren sich, und die Teilungsakte werden aufgehalten. Bei anderen Protozoengruppen, z. B. bei Flagellaten, jedoch tritt nach der Befruchtung ein Differenzierungsstadium ein, bei welchem Umgestaltungen des Köpers stattfinden, was schon an die Entwicklungserscheinungen bei Metazoen erinnert.

Wir haben bereits oben bei der Besprechung der Depressionserscheinungen im Laufe der vegetativen Fortpflanzung der Infusorien den Konjugationsakt als Auslösungsmoment für die weiteren Vermehrungsetappen kennen gelernt (vgl. p. 477 u. 77). Auch kann der Befruchtungsprozeß, wie Doflein darauf hinweist, Entdifferenzierungsphänomene hervorrufen, welche allerdings zu den Gestaltungsakten zu rechnen sind. Solche Entdifferenzierungserscheinungen treten bei Infusorien nach der Encystierung, welche oft der Konjugation nachfolgt, auf.

Die Momente, welche bei dem Befruchtungsprozeß der Protisten im Spiele sind, wurden bisher leider von physiologischem Standpunkt zu wenig erforscht und analysiert, so daß wir gleich zu den Folgeerscheinungen bei Metazoen übergehen.

Bekanntlich bildet der Befruchtungsvorgang bei den Metazoen das Auslösungsmoment für die Entwicklungsvorgänge d. i. für den Ablauf derjenigen morphologischen Erscheinungen, welche zur Ausgestaltung der definitiven Organisation, ähnlich derjenigen der Elternorganismen, führen.

Bei der Analyse der kausalen Momente, welche dieser Umgestaltung, die sich zuerst durch Teilungsvorgänge des befruchteten Eies äußern, zugrunde liegen, drängt sich zuerst die Frage auf, ob der Anteil der ganzen Keimzellen an dem Befruchtungsprozeß unumgänglich notwendig ist, um die Embryogenese zu veranlassen. Es handelt sich nämlich darum, ob nach Eliminierung eines Teiles der Geschlechtselemente die Anregung zur Entwicklung noch möglich ist. Zu solchen Experimenten konnten nur Eier verwendet werden, da sich aus technischen Gründen solche Versuche mit Samenfäden nicht durchführen lassen, erst in neuester Zeit ist es F. R. Lillie (113) gelungen auch an Samenfäden analoge Versuche anzustellen.

a) Untersuchungen über die Entwicklungserregung vom morphologischen Standpunkt.

Die Forschungsmethode auf diesem Gebiete mußte natürlich experimentellen Charakter haben, sie war jedoch mehr morphologisch. Man hat zuerst an botanischem Material zu ermitteln gesucht, ob auch Eifragmente befruchtungsfähig sind. J. Rostafiński (191) hat nachgewiesen, daß Fragmente von *Fucus*-Eiern sich tatsächlich befruchten lassen. Eine analoge Erscheinung haben O. und R. Hertwig (84) bei den Echiniden festgestellt; sie schüttelten die Eier der Echiniden in einem Reagenzglas stark durch und besamten sodann mit Sperma sowohl die Eier als auch die Eifragmente; aus den so angestellten Versuchen konnten sie erschließen, daß auch Fragmente von Echinideneiern sich befruchten lassen und daraus entwicklungsfähige Keime re-

sultieren. Die wichtige Frage, ob auch kernlose Eifragmente befruchtungs- und entwicklungsfähig sind, hat aber erst T. Boveri (24) entschieden, indem er seine Versuche an isolierten kernhaltigen und kernlosen Eifragmenten anstellte; es ist ihm gelungen, den Beweis zu liefern, „daß das Fragment des Seeigeleies bis herab zu einer Größe von $^1/_{20}$ des ursprünglichen Eivolumens die formative Wichtigkeit des ganzen Eies besitzt". Durch die Arbeit von Delage[1]) (40, 41) wurden die von Boveri erhaltenen Resultate bestätigt und erweitert. Delage hat nämlich gezeigt, daß sich die durch Zerschneiden der Eier gewonnenen kernlosen Fragmente der Echinideneier auch befruchten lassen, er züchtete die Embryonen ebenso wie früher Boveri bis zum Pluteusstadium und dehnte diese Experimente noch auf Anneliden- und Molluskeneier aus. Diese Erscheinung, daß kernlose Fragmente sich befruchten lassen und entwickeln können, bezeichnete er als Merogonie. Aehnliche Experimente wurden später auch von anderen Autoren (Winkler, 216; Wilson, 213; Krahelska, 104, 105; Yatsu, 217; Petrunkewitsch, 185; Godlewski, 60, u. a.) an verschiedenem Material ausgeführt, und es geht daraus zur Genüge hervor, daß die Entwicklungserregung auch dann stattfinden kann, wenn die Geschlechtselemente sogar morphologisch geschädigt worden sind. Aber diese Entdeckung gestattet uns noch weitere Schlüsse. Da sich nun auf solche Weise entstandene Keime, wie wir gesehen haben, auch aus kernlosen Eifragmenten entwickelt haben können, so ergibt sich daraus, daß die Verschmelzung der Vorkerne kein wesentliches Phänomen der Entwicklungserregung des Eies bildet. Daß die Entwicklung in Gang gesetzt werden kann, ohne daß vorher eine Kernverschmelzung stattfindet, geht auch aus einer anderen Experimentenserie hervor, welche wir ebenfalls den experimentellen Arbeiten von Boveri (22) und seinen Schülern verdanken. Boveri hat nämlich festgestellt, daß das Spermatozoon unter gewissen Bedingungen in das Ei eindringen kann, daß sein Kopf jedoch zunächst mit dem weiblichen Vorkern nicht kopuliert (Fig. 218), sondern, daß sich nur das Spermozentrum dem Eikerne anlegt, worauf nach erfolgter Teilung desselben die Chromosomen des Eikernes allein in die erste Furchungsspindel eintreten. Es kann also auch eine Entwicklung ohne Verschmelzung des Eikernes mit dem Spermakopfe beginnen. Die Verschmelzung kann erst in einem späteren Entwicklungsstadium (Fig. 219) zwischen dem Spermakerne mit dem Kerne eines der Blastomeren stattfinden. Diese Befruchtungsabnormität hat T. Boveri als partielle Befruchtung bezeichnet, und die ganze Erscheinung wurde später von Teichmann (201) noch einmal gründlich studiert und vollauf bestätigt. Die partielle Befruchtung bildet also außer der Merogonie einen Beweis, daß die Kernverschmelzung mit der Entwicklungserregung des Eies gar nichts zu tun hat: wir haben nämlich gesehen, daß die Entwicklung bereits begonnen hat, bevor noch die Kernverschmelzung stattgefunden hat. Wir haben bereits gesehen, daß sich der ganze Keim ganz normal entwickelt, und aus der oben angeführten Beschreibung des Verlaufes der partiellen Befruchtung geht doch klar hervor, daß

1) Delage vindiziert für sich die Priorität in dieser Hinsicht; wer jedoch die betreffende Literatur kennt, weiß, daß die ersten Versuche von Boveri ausgeführt sind.

nur ein Teil des Keimes die Kerne enthält, welche aus der Verschmelzung des Spermakernes und eines Blastomerenkernes herstammen; die übrigen Keimteile enthalten ausschließlich Kerne rein weiblichen Ursprungs.

Die ältere Hypothese, daß das Wesen der Entwicklungserregung in der Verschmelzung der Vorkerne der sogenannten Karyogamie besteht, ist demnach vollkommen hinfällig geworden. Boveri hat auf Grund seiner Beobachtungen und cytologischen Studien eine andere Hypothese aufgestellt, welche das Moment der Entwicklungserregung zu ermitteln suchte.

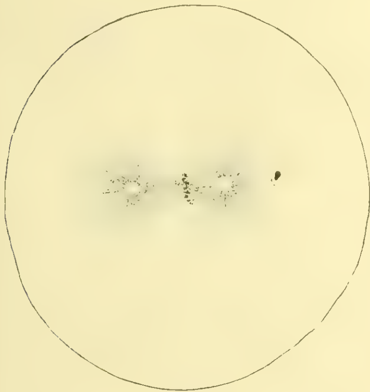


Fig. 218.

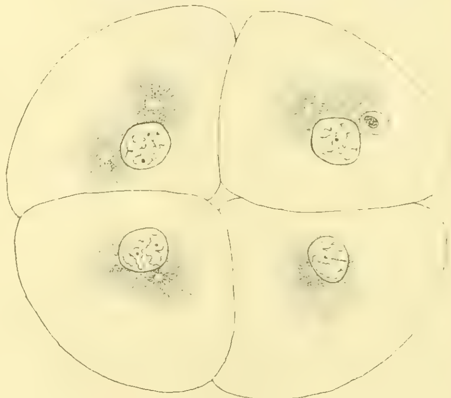


Fig. 219.

Fig. 218. Partielle Befruchtung von *Echinus microtuberculatus*. Der Spermakern kopuliert mit dem Eikern nicht. (Nach Teichmann, 201.)

Fig. 219. Der Spermakern kopuliert mit dem Kerne einer der vier Blastomeren. (Nach Teichmann, 201.)

Den Anschauungen von Boveri (23, 25) liegen die Beobachtungen zugrunde, welche sich auf das Verhalten der Spermozentren während der normalen und der anormalen Befruchtung beziehen. Wir haben bereits bei der Besprechung des normalen morphologischen Verlaufes des Befruchtungsvorganges gesehen, daß die erste Andeutung der Aktivität des zur Entwicklung angeregten Eies sich in dem Auftreten der plasmatischen Strahlungen äußert (vgl. p. 795), und daß diese Strahlungen zunächst in der Umgebung des Spermozentrums auftreten. Dieser Umstand weist auf die Wichtigkeit des Spermozentrums hin. Bei dem Zellteilungsprozeß, welcher doch der ganzen embryologischen Entwicklung zugrunde liegt, sollen die Zentriolen eine sehr wichtige Rolle spielen; sie bilden nämlich den Teilungsapparat der Eizelle. Die Zentriolen des befruchteten Eies, durch deren Teilung die Zentriolen der Blastomeren entstehen, stammen nach den Angaben van Benedens, Boveris und v. Kostaneckis vom Spermatozoon her, und so leiten sich alle Zentrosomen des neuen Individuums von dem Spermozentrum her. „Das Ei ist an ihrer Konstituierung ganz unbeteiligt; sein Zentrosoma bildet sich, wie dies für einige Fälle direkt verfolgbar werden konnte, vor der Befruchtung zurück.“

Das Verhalten des Spermozentrums in der oben beschriebenen partiellen Befruchtung, in welcher das Spermozentrum sich von dem Spermakern abtrennte, von plasmatischer Strahlung begleitet, sich zum Eikern verschob und hier den Teilungsapparat für die weiblichen Chromosomen bildete, wurde von Boveri als Argument für die Bedeutung des Spermozentrums als entwicklungserregenden Faktors ins Feld geführt.

Endlich ist hier noch eine Befruchtungsabnormität zu erwähnen: In der Regel dringt nur ein Spermatozoon in das Ei ein, wir haben jedoch oben bereits darauf hingewiesen, daß zuweilen zwei Samenfäden bei gewisser Eiabschwächung in das Innere des weiblichen Geschlechtselementes hineingeraten können und daß es in diesem Fall zur Ueberfruchtung, Polyspermie, kommt. Die Spermatozoen verhalten sich dabei so, als wenn jedes von ihnen allein da wäre. Die Spermakerne vereinigen sich mit dem Eikerne (Fig. 220) und die Zentren der Samenfäden bilden entweder zwei- oder mehrpolige mitotische Figuren. Dieses Verhalten der Spermazentren bei der Polyspermie führt Boveri als Beweis an, „daß die Konfiguration des Teilungsapparates ausschließlich eine Funktion des Spermatozoons ist; das Ei hat auf seine Konstitution gar keinen Einfluß“.

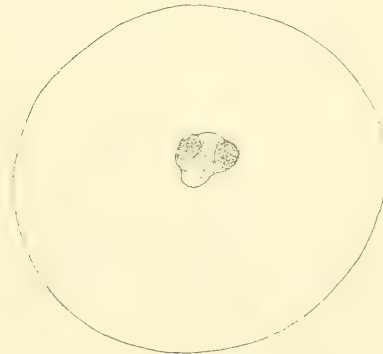


Fig. 220. Polyspermie von *Strongylocentrotus*. Mit dem Eikerne kopulieren zwei Spermakerne. Nach Baltzer (2).

Auf Grund der oben besprochenen Tatsachen hat Boveri im Jahre 1887 eine Hypothese aufgestellt, welche das Wesen des entwicklungserregenden Momentes ermitteln sollte. Diese Hypothese faßt Boveri folgendermaßen zusammen: „Das reife Ei besitzt alle zur Entwicklung notwendigen Organe und Qualitäten, nur sein Zentrosoma, welches die Teilung einleiten könnte, ist rückgebildet oder in einen Zustand von Inaktivität verfallen. Das Spermatozoon umgekehrt ist mit einem solchen Gebilde ausgestattet, ihm aber fehlt das Protoplasma, in welchem dieses Teilungsorgan seine Tätigkeit zu entfalten imstande wäre. Durch die Verschmelzung beider Zellen im Befruchtungsakt werden alle für die Entwicklung nötigen Zellenorgane zusammengeführt; das Ei erhält ein Zentrosoma, das nun durch seine Teilung die Embryonalentwicklung einleitet.“ Diese Hypothese bedarf jedoch sofort einer Hilfshypothese, wenn man nur an die Parthenogenese denkt. Dort können sich doch die Eier entwickeln, obwohl sie kein Zentriol vom Sperma erhalten. Man muß also zu der unbewiesenen Annahme Zuflucht nehmen, daß ein zur natürlichen Parthenogenese fähiges Ei imstande ist, einen solchen Teilungsapparat selbst zu bilden, resp. daß das Zentriol des Eies nicht zugrunde geht, sondern wieder aktiv werden kann.

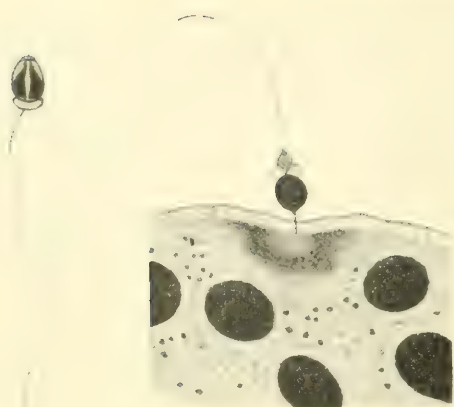
Diese Hypothese konnte jedoch nur so lange Bedeutung haben, als die künstliche Parthenogenese noch nicht bekannt war; die Entdeckung der Erscheinung, daß Eier, welche sich unter gewöhnlichen Verhältnissen ausschließlich unter dem Einfluß des Samenfadens ent-

wickeln, bei künstlich veränderten Bedingungen sich auch parthenogenetisch entwickeln können, hat eine Aenderung der Ansichten verursacht. Ich möchte absolut nicht die Tatsachen, auf welche sich die Hypothese von Boveri stützt und die ganz richtig sind, in Abrede stellen, nur bezüglich der Deutung dieser Tatsachen glaube ich, daß es sich nicht um Einführung des Zentriols als ergänzender Zellorganelle, sondern um Einführung gewisser chemischer, die Entwicklung auslösender Stoffe handelt, welche unter bestimmten Bedingungen von dem Ei selbst erzeugt werden können, und die möglicherweise im Samenfaden in der Zentriolgegend lokalisiert sind. Es scheint mir also, daß der morphologische Charakter dieser Hypothese im Sinne einer chemischen Entwicklungserregung modifiziert werden muß.

Die Lokalisation dieser Stoffe ist aber auch wahrscheinlich nicht bei allen Tieren auf die Zentriolgegend beschränkt. So hat F. R. Lillie (113) bei dem Befruchtungsvorgang von *Nereis* festgestellt, daß das Spermatozoon in ganz eigentümlicher Weise in das Ei eindringt. Das Spermatozoon, welches in Fig. 221 abgebildet ist, zeichnet sich durch ein besonders langes Perforatorium aus. Mit diesem Perforatorium durchbohrt es die Eioberfläche (Fig. 222) und in diesem Moment erhebt sich unter der Eimembran ein kleiner plasmatischer Hügel (Fig. 223a, b), welcher sich sodann retrahiert, so daß ein sogenannter Befruchtungskegel entsteht (Fig. 223c, d), durch welchen der Spermakopf in das Eiinnere sich hineindrängt (Fig. 224). Die Oeffnung, welche der Spermakern passiert, ist sehr eng. Fig. 224, 225 veranschaulichen den Prozeß des Hineindringens des Spermakernes. Dabei ist aber von großer Bedeutung, daß das Mittelstück des Samenfadens, welches in der Regel das Spermatozoonzentrosoma enthält, außerhalb der Eimembran bleibt und in das Ei nicht eindringt. Die Strahlung, welche gewöhnlich auf das Mittelstück zentriert ist, ist hier auf den hinteren Abschnitt des Spermatozoonkopfes gerichtet.

F. R. Lillie (113) hat seine hier geschilderten morphologischen Beobachtungen in scharfsinniger Weise für eine Reihe von sehr interessanten Experimenten verwendet. In dem Momente, als die Samenfäden mit ihren Perforatorien sich an die Eier hefteten resp. in verschiedenen Stadien des Eindringens in die Eier sich befanden, hat Lillie die Eier mit den Spermatozoen sehr stark (7200 Rotationen in der Minute) zentrifugiert. Bei dieser starken Zentrifugierung wurden die Spermatozoen an verschiedenen Stellen des Kopfes gebrochen, so daß in den Eileib nur Fragmente von Spermatozoen eindrangen (Fig. 226). Es zeigte sich, daß auch durch Fragmente der Spermatozoen die Eier befruchtet werden können. Je früher nach der Besamung das Ei zur Zentrifugierung kam, desto kleiner war die Spermakernportion, welche eingedrungen war. Auf diese Weise konnte man die Eier mit verschieden partial geteilten Spermaköpfen befruchten. Es zeigte sich, daß auch die Fragmente der Spermakerne die Astrosphären hervorrufen und das Ei zur Entwicklung erregen können. Wenn man berücksichtigt, daß oft nur das Vorderstück des Spermatozoons die Astrosphären erzeugt, so geht ohne weiteres hervor, daß der Spermaster nicht mit dem Mittelstück in Relation zu stehen braucht[1])

1) „The sperm aster has therefore no necessary relation to the mittle piece of the spermatozoon, or to the centrosome of the spermatid.“ (F. R. Lillie, 113, p. 437.)



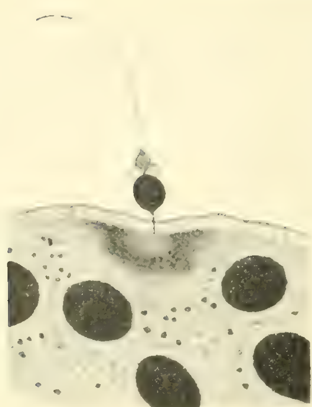
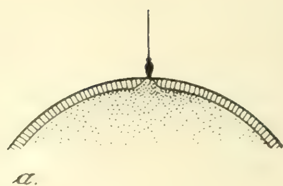
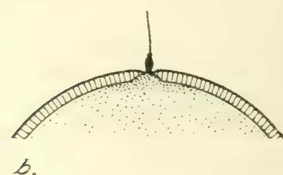
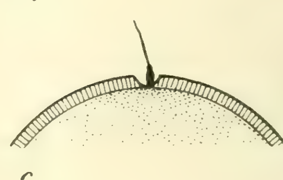
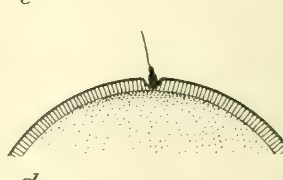


Fig. 222.









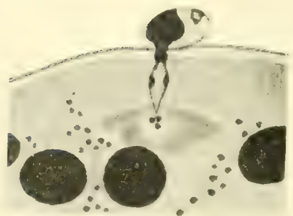
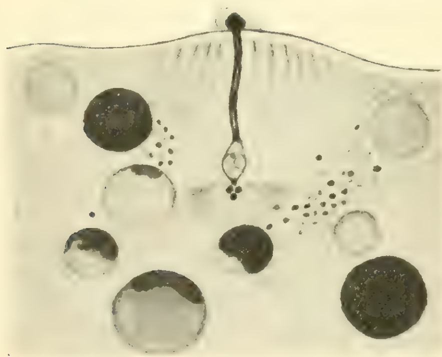


Fig. 221. Fig. 224. Fig. 223.



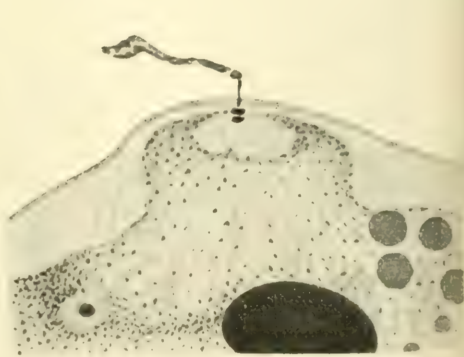


Fig. 225. Fig. 226.

Fig. 221. Spermatozoon von *Nereis*. Nach F. R. Lillie.

Fig. 222. Spermatozoon von *Nereis* im Momente des Durchbrechens des Eies. Nach F. R. Lillie.

Fig. 223 a—d. Die Bildung des Empfängnishügels und Befruchtungskegels bei *Nereis*. Nach F. R. Lillie.

Fig. 224 u. 225. Das Eindringen des Samenfadens in das *Nereis*-Ei. Nach F. R. Lillie.

Fig. 226. Die Befruchtung des Eies mit einem Fragment des Spermatozoons. Ein Teil wurde durch Zentrifugieren entfernt. In das Ooplasma ist nur der vordere Teil eingedrungen. Nach F. R. Lillie.

resp. mit dem Zentrosom der Spermatide. In Anbetracht dessen, daß die spermatische Astrosphäre regelmäßig in der Nachbarschaft des männlichen Vorkernes, und zwar an seiner basalen Seite, liegt, glaubt LILLIE, daß die Stelle, an der die Astrosphäre entsteht, durch die Polarität des Spermakernes determiniert ist. Infolgedessen glaubt LILLIE, daß die Hypothese von der Bedeutung des Zentrosoms nicht genügend begründet ist. Man könnte hier allerdings einwenden, daß im Fall von LILLIE, wo das Spermazentrosom in das Ei nicht eingeführt wurde, andere Spermakomponente es ersetzen können, daß aber bei gewöhnlicher Befruchtung das Spermazentrum entwicklungserregend wirkt. Die Resultate der Untersuchungen von F. R. LILLIE (113) sind aber umso wichtiger, da sie mit den modernen biologischen Forschungsergebnissen gut in Einklang stehen.

Diese Forschungen lassen nämlich immer mehr die Ansicht begründet erscheinen, daß die morphologischen Veränderungen nur den äußeren Ausdruck der sich im Eiinnern abspielenden Prozesse darstellen. Die Lösung des Problems der Entwicklungserregung muß demnach auf einem anderen, nicht auf rein morphologischem Gebiete gesucht werden. Als Einleitung in diese moderne Richtung der Forschungen über die entwicklungserregenden Momente müssen einige Bemerkungen über künstliche Parthenogenese vorausgeschickt werden.

b) Die künstliche Parthenogenese und das Problem des Entwicklungsreizes.

Als künstliche Parthenogenese bezeichnen wir eine Erscheinung, welche darauf beruht, daß diejenigen Eier, welche in gewöhnlichen Verhältnissen erst durch Befruchtung mit dem Spermatozoon zur Entwicklung gebracht werden, durch gewisse Faktoren künstlich zur Aktivierung ihrer Entwicklungsfähigkeit veranlaßt werden können. Wir müssen uns hier selbstverständlich nur auf die Prinzipien dieses Problems beschränken und verweisen diejenigen Leser, die sich eingehender über dieses Thema orientieren wollen, auf das vor kurzem erschienene ausgezeichnete Buch LOEBS (149), der in vortrefflicher Weise alle bisherigen Studien auf diesem Gebiete zusammenstellt. Der Verfasser ist übrigens selbst als Begründer der ganzen Lehre zu betrachten und besitzt infolge seiner vieljährigen Beschäftigung mit diesem Studium eine so gründliche und genaue Kenntnis dieses Gegenstandes, daß seine scharfsinnige Darstellung wohl kaum von einem anderen Forscher übertroffen werden könnte.

α) Aeltere Untersuchungen.

Den Ausgangspunkt für diese Arbeiten bildeten die neuen Ergebnisse über die natürliche Parthenogenese. Die erste Arbeit, welche sich mit der künstlichen Parthenogenese beschäftigt, ist die von TICHOMIROW (205). Es war längst bekannt, daß die Eier von *Bombyx mori* sich parthenogenetisch entwickeln können; diese Parthenogenese ist hier jedoch nur fakultativ, der größte Teil der Eier entwickelt sich nur nach erfolgter Befruchtung. Um die Anzahl der sich ohne Befruchtung entwickelnden Eier zu vermehren, hat TICHOMIROW unbefruchtete Eier von Seidenwürmern in einer Serie in Schwefelsäure eingetaucht, in einer anderen wieder sie stark mechanisch mit einer Bürste gerieben, wodurch die Eier zur Entwicklung künstlich angeregt wurden.

Die Experimente von Devitz, welcher durch Sublimatbehandlung die Froscheier zur Entwicklung bringen wollte, beruhen wohl auf einem Irrtum. Von großer Bedeutung sind dagegen die von Richard Hertwig (81, 82) an Seeigeln angestellten Experimente. Diesem Forscher gelang es, die Kerne unbefruchteter Eier durch Behandlung der Eier mit 0,1-proz. Strychninlösung zur Teilung anzuregen; die Zellteilung vollzog sich jedoch in diesen Versuchen nur ausnahmsweise.

Noch etwas weiter hat Morgan (175) das Problem gefördert, indem er die Eier von Echiniden, und zwar von *Sphaerechinus* und *Echinus*, sowie auch die Eier der Ascidie *Phallusia* mit Seewasser behandelte, dessen Konzentration durch Zusatz von Kochsalz erhöht wurde. Uns interessiert hier nur die Reaktion bei unbefruchteten Eiern. Es hat sich nämlich herausgestellt, daß im Eiprotoplasma mehrfache Strahlungsfiguren entstehen. Einzelne Strahlungen entsprechen vollkommen den Astrosphären, d. i. den Strahlungen, welche wir oben bei der Schilderung der Veränderungen im befruchteten Ei

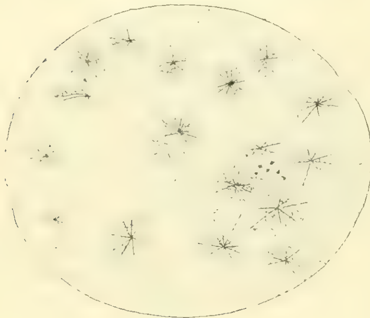


Fig. 227.



Fig. 228.

Fig. 227. Das Ei von *Sphaerechinus* mit künstlich hervorgerufenen Astrosphären. Nach Morgan (175).

Fig. 228. Künstlich hervorgerufene parthenogenetische Furchung des Eies von *Sphaerechinus*. Nach Morgan (175).

kennen gelernt haben. Die der Arbeit von Morgan entnommene Fig. 227 zeigt einen Durchschnitt durch das Ei von *Sphaerechinus* mit den künstlich hervorgerufenen Astrosphären. Von großer Wichtigkeit ist auch die von Morgan gemachte Beobachtung, daß die mit konzentriertem Seewasser behandelten Eier der Echiniden nach ihrer Uebertragung in gewöhnliches Seewasser die Furchung beginnen können. Eine aus der Arbeit Morgans hier reproduzierte Fig. 228 zeigt das Bild des Furchungsprozesses. Der Verlauf der Furchung ist hier nicht ganz normal; dasselbe Resultat, nur mit gewissen Erweiterungen, haben die späteren Untersuchungen von Morgan ergeben: Dieser Autor hat auch hier spätere, über den Anfang der Furchung hinausgehende Entwicklungsstadien nicht erreicht.

J. Loeb gebührt das dauernde Verdienst, die Bedeutung der biologischen Erscheinung, die heutzutage allgemein als künstliche Parthenogenese bekannt ist, entsprechend gewürdigt zu haben, und diesem Forscher verdanken wir auch den großen Fortschritt in der Erforschung des Wesens der entwicklungserregenden Momente. Zu

seinen epochemachenden Entdeckungen über künstliche Parthenogenese wurde Loeb (125, 126, 139) durch die Resultate seiner früheren Experimente über die physiologische Wirkung des galvanischen Stromes auf die lebendige Materie geführt. Da der galvanische Strom als ein ausgezeichnetes Reizmittel bekannt ist, so hielt es Loeb für wahrscheinlich, daß Ionenwirkungen allen bis dahin nicht näher analysierten Reizwirkungen zugrunde liegen. Der weitere Gedankengang war der folgende: Versuche mit verschiedenen Salzen haben gezeigt, daß Lösungen von Natrium-, Lithium-, Caesium- und Rhubidiumsalzen die Skelettmuskeln zu rhythmischen oder fibrillären Zuckungen veranlassen, daß dagegen diese Wirkung durch Zusatz von Calcium-, Strontium- oder Magnesiumsalzen gehemmt wird. Daß unsere Muskeln nicht fortwährend zucken, verdanken wir dem Calciumgehalt unseres Blutes. Es war allgemein bekannt, daß die Eier befruchtungsbedürftiger Tiere sich in normalem Seewasser ohne Anregung durch Spermatozoen in der Regel nicht teilen. R. Hertwig und Morgan haben durch ihre Versuche festgestellt, daß bei Zusatz von Strychnin oder gewissen Salzen gelegentlich eine Furchung, wenigstens in den Grenzen ihrer ersten Stadien, möglich ist. „Das regte die Vermutung an, daß es sich mit dem Ei ebenso verhalten möge wie mit dem Muskel, nämlich, daß das Ei auch ohne Befruchtung sich entwickeln könne, daß aber etwas im Seewasser enthalten sei, das die Entwicklung hemme, ähnlich wie das im Blut enthaltene Ca und Mg für die fibrillären Zuckungen des Muskels hemmt.“ In seinen Versuchen veränderte also Loeb die Zusammensetzung des Seewassers, um zu erfahren, ob dadurch die unbefruchteten Eier sich nicht zu einer möglichst weitgehenden Entwicklung anregen lassen. Alle wichtigsten Experimente Loebs wurden an Eiern von Echiniden ausgeführt. Da nun die Eier dieser Tiere sowohl bei der Erforschung des in Rede stehenden Problems als auch bei der Erforschung des Vererbungsproblems ein geradezu klassisches Material bilden, so glaube ich, daß es allen, mit der Entwicklung der Echinodermen weniger vertrauten Lesern nicht unerwünscht sein wird, wenn ich wenigstens eine möglichst kurze Beschreibung der für uns wichtigsten Entwicklungsstadien den weiteren physiologischen Erörterungen vorausschicke.

Das Ei der Echiniden zeichnet sich bei vielen Species durch besondere Durchsichtigkeit aus. Das Protoplasma ist körnchenhaltig; nach der Reifung ändert sich die Gruppierung der Protoplasmabestandteile; so hat Boveri (24a) nachgewiesen, daß ein reifes Ei von *Strongylocentrotus lividus* eine Schicht des Pigmentes etwas unterhalb des Eiäquators zeigt. Das unbefruchtete Ei kann von dem unter gewöhnlichen Verhältnissen befruchteten Echinidenei sofort unterschieden werden: das befruchtete Ei ist nämlich von der sogenannten Befruchtungsmembran umgeben (Fig. 229, 230). Da durch nebenstehende Abbildungen (Fig. 231—235) der Prozeß der Membranbildung sehr gut veranschaulicht wird, so darf ich hier von einer näheren Beschreibung absehen. Wenn die Befruchtung bei Zimmertemperatur verläuft, sind gewöhnlich alle besamten Eier schon in wenigen Minuten mit einer Befruchtungsmembran umgeben. Der Verlauf des Befruchtungsprozesses ist uns schon bekannt. Wir wissen, daß nach der Kopulation der Vorkerne die erste Karyokinese beginnt und daß in 5—6 Viertelstunden das Ei gewöhnlich in zwei Blastomeren geteilt ist. Die weitere Teilung verläuft derart, daß sich bald an dem einen Pole die größeren (Makromeren), an dem anderen die kleineren Blastomeren (Mikromeren) ansammeln. Die Zellen in einzelnen Gruppen (also die Makro- und Mikromeren) sind untereinander von gleicher

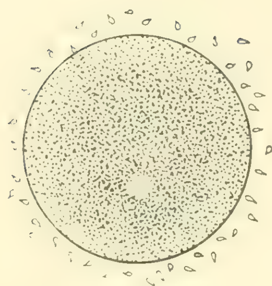


Fig. 229.

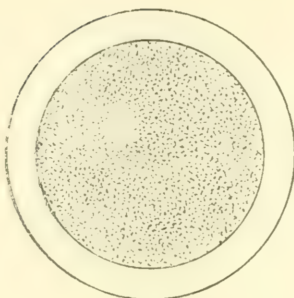


Fig. 230.

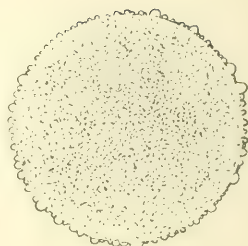


Fig. 231.

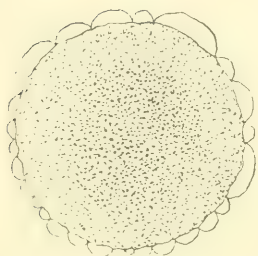


Fig. 232.

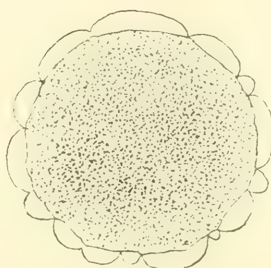


Fig. 233.

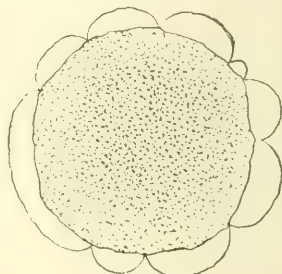


Fig. 234.

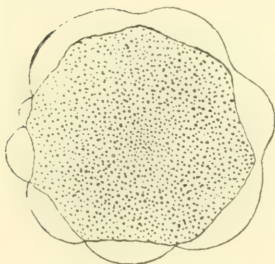


Fig. 235.

Fig. 229. Unbefruchtetes Seeigelei von Spermatozoen umgeben. Nach Jacques Loeb (149).

Fig. 230. Dasselbe Ei nach dem Eindringen des Spermatozoons und der Bildung der Befruchtungsmembran. Nach Jacques Loeb (149).

Fig. 231—235. Entstehung der Befruchtungsmembran durch die Bildung kleiner Bläschen an der Oberfläche des Eies. Nach Jacques Loeb (149).

Größe. Die Blastomeren werden im Laufe der Entwicklung immer kleiner, und gleichzeitig bildet sich in der Mitte des Keimes eine Höhle, das sogenannte Blastocöl (Fig. 236). Aus der Wand des Keimes wandert eine Anzahl von Zellelementen aus (Fig. 236, 237) und diese Zellen, deren Zahl für bestimmte Arten konstant ist (Boveri), bilden das sogenannte Mesenchym oder das skelettogene Gewebe. Die Mesenchymzellen sind zunächst ringförmig angeordnet, sodann bemerkt man bilaterale Gruppierung derselben (Fig. 237). Jetzt stülpt sich ein Teil der Keimwand, und zwar von der Seite desjenigen Poles, an welchem die Mikromeren (Driesch, Boveri) lagen, in das Blastocöl hinein, diese eingestülpten Elemente bilden den primitiven Darm (Urdarm), dessen Wand aus Entoderm besteht. Dagegen werden die Zellen, aus welchen die äußere Körperwand zusammengesetzt ist, als Ektoderm bezeichnet. Die Oeffnung des Urdarms in diesem Entwicklungsstadium nennt man Urmund (Prostoma). Dieses Stadium wird als Gastrula bezeichnet und den ganzen Gastrulationsprozeß illustrieren Fig. 237—239. Der Urdarm wächst jetzt binnen einem Tage zu einem schlauchförmigen Rohr aus; dieses biegt und neigt sich gegen die ventrale Wand des Keimes und verwächst mit dem Ektoderm. Nach dem Durchbruch dieser Verlötungsstelle



Fig. 236.



Fig. 237.

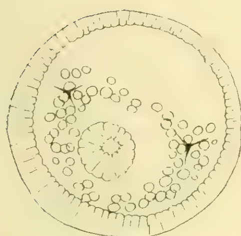


Fig. 238.

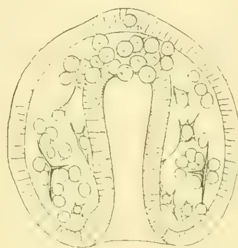


Fig. 239.

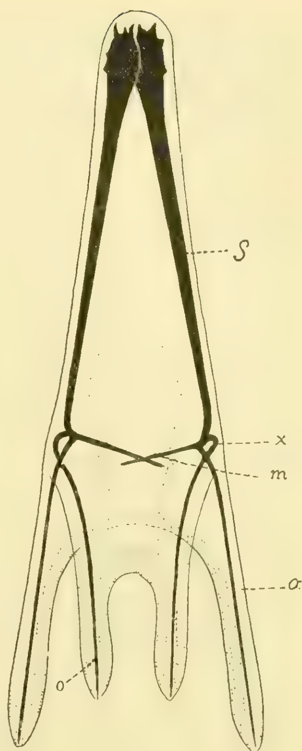


Fig. 240.

Fig. 236. • Blastula von *Strongylocentrotus*. Mesenchymbildung. Nach BOVERI (24a).

Fig. 237. Beginn der Gastrulation von *Strongylocentrotus*. Beiderseits von der Urdarmanlage die Mesenchymzellen sichtbar. Nach BOVERI (24 a).

Fig. 238. Beginn der Gastrulation von oben gesehen. Mesenchymring. Beiderseits Gruppen der Mesenchymzellen. Nach lebendem Objekt *Echinus microtuberculatus*.

Fig. 239. Spätes Gastrulastadium von *Strongylocentrotus*. Beiderseits Skelettanlagen. Nach BOVERI (24 a).

Fig. 240. Pluteus von *Echinus microtuberculatus*. *S* Scheitelstab, *m* akzessorischer Skelettstab, sogenannter Mittelstab, *o* Oral-, *a* Analstab. Nach BOVERI (24).

bildet sich der larvale Mund, der frühere Urmund funktioniert weiter als Afteröffnung. Jetzt ändert sich die Gestalt des Keimes. Er verliert die Rundung der Konturen und nimmt die Form eines Prismas an. Gleichzeitig bildet sich zwischen dem Ekto- und dem Entoderm das Skelett aus, welches als Produkt der mesenchymatischen Elemente betrachtet werden muß. Schon in diesem Prozeß der Skelettbildung sehen wir ganz deutlich die Bilateralität der daraus hervorgehenden Larve. Das Skelett besteht zunächst aus zwei zu beiden Seiten des Urdarmes liegenden Dreistrahlern, diese Gestalt ändert sich im Laufe der Entwicklung, und zwar in dem Stadium des Prismas und den späteren Entwicklungsstadien. In dem unmittelbar folgenden Pluteusstadium hat der Keim die Form einer Pyramide, deren Basis in einen vorderen, den Oral-, und in einen hinteren, den Anallappen auswächst. Der erstere liegt an jener Körperseite, an welcher sich auch die Mundöffnung befindet, der Anallappen entspricht der Seite der Afteröffnung des Darmes. Das Skelett bildet einige deutlich unterscheidbare Balken, die wir als Scheitelstäbe (Fig. 240 *S*), die gegen die Spitze der Pyramide laufen, als Analstäbe in den Armen des Anallappens (Fig. 240 *a*) und als Oralstäbe in den Armen des Orallappens (Fig. 240 *o*) unterscheiden.

Gewöhnlich lassen sich in den Kulturen spätere Entwicklungsstadien nicht erzielen. DELAGE hat in seinen besonders zu diesem Zwecke eingerichteten Züchtungskulturen auch noch spätere Metamorphosestadien erhalten, gewöhnlich aber sterben künstlich gezüchtete Echiniden bereits im Pluteusstadium.

Nach dieser kurzen Erörterung des Entwicklungsvorganges können wir wieder zur Besprechung des Problems der entwicklungserregenden Momente zurückkehren.

Wir haben bereits oben erwähnt, daß verschiedene Ueberlegungen Loeb auf die Idee gebracht haben, daß man vielleicht durch Aenderung der Zusammensetzung des Seewassers die Eier zur Entwicklung bringen könnte. Die ersten Versuche sollten zeigen, ob durch Zusatz von Basen oder Säuren zu dem Seewasser vielleicht eine Anregung zur Entwicklung ausgelöst werden könne. Die Versuche mit 5-stündigem Behandeln der Eier von *Arbacia* mit alkalisiertem Seewasser (100 ccm Seewasser + 1 ccm $\frac{10}{n}$ NaOH) ergaben eigentlich negative Resultate: die Eier furchten sich zwar, die Entwicklung überschritt jedoch das Zwei- oder Vierblastomerenstadium nicht. Ein ganz negatives Ergebnis erhielt Loeb mit angesäuertem (HCl, HNO_3, H_2SO_4) Seewasser, auch andere gleich dem Seewasser isosmotische Lösungen vermochten nicht eine Furchung hervorzurufen.

Nun ist Loeb (139) auf die, wie es sich später herausstellte, sehr glückliche und fruchtbare Idee gekommen, den osmotischen Druck des umgebenden Mediums zu steigern, mit anderen Worten, die Eier mit hypertonischen Lösungen zu behandeln. Dazu wurden Lösungen von $MgCl_2$, $CaCl_2$, NaCl, KCl verwendet. Anfangs gelangen zwar nur diejenigen Versuche, in welchen die Eier in eine Mischung von 50 ccm Seewasser + 50 ccm $^{10}/_8$ n $MgCl_2$ gebracht und darin 2 Stunden lang gehalten wurden, später ergaben jedoch auch solche Experimente, in denen der osmotische Druck des Seewassers durch andere oben aufgezählte Substanzen erhöht wurde, positive Resultate; nachdem dann auch Versuche mit nicht-elektrolytisch wirkenden Substanzen wie Zucker, Harnstoff gelungen waren, unterlag es gar keinem Zweifel mehr, daß wir es hier mit der Wirkung hypertonischer Substanzen zu tun haben. Es ist nämlich Loeb zum erstenmal geglückt, mit allen diesen Lösungen unbefruchtete Eier so intensiv zur Entwicklung anzuregen, daß die Keime nicht nur die Furchungsstadien durchmachten, sondern sich in der Kultur nach einigen Tagen zu Gastrulen, Prismen und Plutei entwickelten. Notwendig war in diesen Versuchen eine Erhöhung des osmotischen Druckes des Seewassers um 50 Proz.

Aus diesen Versuchen glaubte Loeb damals folgenden Schluß ziehen zu können: „Da es unwesentlich ist, ob die Vermehrung des osmotischen Druckes durch Elektrolyten oder Nichtleiter bewerkstelligt wird, ist es zweifellos, daß der Hauptfaktor der Vermehrung des osmotischen Druckes der einschließenden Lösung ein Wasserverlust von seiten des Eies ist.“ Alle oben beschriebenen Versuche von Loeb waren so durchgeführt, daß die Eier nur eine Zeitlang (einige Stunden) in hypertonischen Lösungen verweilten, sodann in gewöhnliches Seewasser gebracht wurden, wo sie wieder Wasser aufnahmen.

Nun tauchte die Frage auf, ob die Entwicklungserregung hier ausschließlich durch Wasserentziehung in hypertonischen Lösungen veranlaßt wird, oder ob etwa auch das nach Einbringung des Eies in gewöhnliches Seewasser sofort erfolgende Wiederschwellen für die Entwicklungserregung von Bedeutung ist. Da es sich jedoch aus

späteren Versuchen ergeben hat, daß in schwach hypertonischen Lösungen die parthenogenetische Entwicklung bis zum Blastulastadium [1]) verlaufen kann, so geht daraus hervor, daß hier nur das Moment des Wasserverlustes, nicht aber das des Wiederschwellens in Betracht kommt. — Durch spätere Versuche von Loeb und seinen Mitarbeitern wurde festgestellt, daß seine an Echiniden gewonnene Resultate auch für andere Tiere Geltung haben; so fand man, daß sich die Eier des Wurmes *Chaetopterus*, der *Amphitrite* und des Seesternes (*Asterias Forbesii*) durch künstliche Veränderungen des Seewassers zur Entwicklung anregen lassen.

Indessen haben die von Loeb an der kalifornischen Küste ausgeführten Versuche ihn überzeugt, daß der Effekt der Einwirkung des hypertonischen Seewassers doch etwas komplizierter sein muß, als er ihm früher erschien. Die Experimente über die Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese gelangen in Pacific Grove lange nicht so gut wie an der atlantischen Küste. Eine genaue Untersuchung des Seewassers an den beiden Küsten ergab einen Unterschied im Gehalte an Hydroxylionen, und zwar erwies sich das Seewasser im Atlantischen Ozean als alkalischer. Ein Zusatz von NaOH ergab sofort eine Verbesserung der Versuchsresultate. Es war dabei auch auffallend, daß der erforderliche Betrag von Hydroxylionen von der Individualität der Weibchen abhängig ist. Daraus konnte der Schluß gezogen werden, „daß die rein osmotische Methode der Entwicklungserregung in Wirklichkeit eine Funktion von wenigstens zwei Variabeln war, nämlich der Erhöhung des osmotischen Druckes und der Konzentration der Hydroxylionen".

Daß diese Ansicht berechtigt war, ging auch aus einer anderen Versuchserie hervor. Es wurde nämlich eine neutrale Mischung von 100 ccm NaCl, 2 ccm KCl, 1,5 ccm $CaCl_2$ und 11,6 ccm $MgCl_2$ — alle Lösungen halbmolekular — zu den Versuchen verwendet. Diese Lösung, welche als van't Hoffsche Lösung bezeichnet wird, entspricht — mit geringer Modifikation — der Zusammensetzung des Seewassers und ist vollkommen neutral. Die Versuche, die künstliche Parthenogenese in den mit dieser Lösung behandelten Eiern hervorzurufen, mißlangen sämtlich trotz aller Erhöhung der Konzentration der Lösung. Wurde dagegen die Konzentration der Hydroxylionen in der van't Hoffschen Lösung durch Zusatz eines Quantums von $^1/_{10}$ nNaOH erhöht, so verhielten sich die Eier vollkommen wie die durch hypertonisches Seewasser zur künstlichen Parthenogenese angeregten: eine ganze Anzahl von Eiern entwickelte sich bis zum Pluteusstadium.

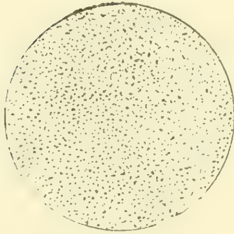
Es steht demnach fest, „daß die osmotische Methode der Entwicklungserregung eine Kombination von zwei Agentien ist: nämlich der hypertonischen Lösung und dem Alkali".

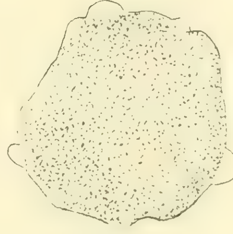
Da nun bewiesen worden ist, daß eine hypertonische Lösung durch Wasserentziehung wirkt, so drängt sich die Frage auf, wieso denn die Wasserentziehung die inneren Vorgänge im Ei zu beeinflussen vermag, daß daraus der Entwicklungsprozeß resultiert. Mit großem Scharfsinn hat Loeb die Analyse der hier zulässigen Möglichkeiten durchgeführt: der Prozeß kann entweder physikalisch oder

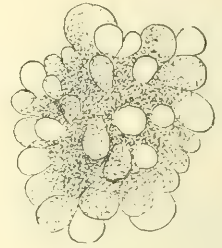
---

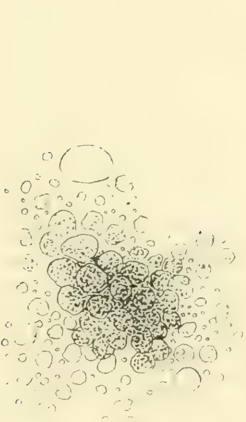
1) Die weitere Entwicklung kann nach Loeb in einer hypertonischen Lösung aus Rücksicht auf die Schädigung der Eier nicht verlaufen.

chemisch sein. Entweder handelt es sich hier um solche Prozesse, wie z. B. die Aenderung der Viskosität u. dgl., oder aber um Aenderung gewisser chemischer Reaktionen. Diese Alternative muß zuerst entschieden werden. Loeb hat zu diesem Behuf folgende Beobachtung ausgenützt: werden die Eier in hypertonischer Lösung zu lange belassen und nicht rechtzeitig in normales Seewasser übertragen, so zerfallen sie vollständig. Die hier reproduzierten, dem Buche von Loeb (149) entnommenen Abbildungen (Fig. 241—245) veranschaulichen diesen Prozeß, den wir Cytolyse nennen. Nun


Fig. 241.


Fig. 242.


Fig. 243.


Fig. 244.

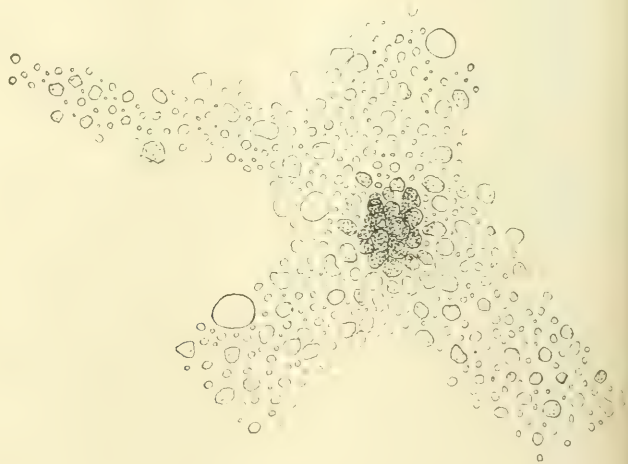

Fig. 245.

Fig. 241—245. Typische Degeneration eines *Strongylocentrotus*-Eies, das längere Zeit mit sauerstoffhaltiger hypertonischer Lösung behandelt wurde. Nach J. Loeb (149).

hat Loeb die äußerst wichtige Tatsache festgestellt, daß dieser Prozeß durch die hypertonische Lösung nur in Anwesenheit des Sauerstoffes hervorgerufen werden kann. Wenn einer solchen Lösung KCN zugesetzt wird, welches bekanntlich die Oxydationsvorgänge hemmt, wenn durch die Lösung Wasserstoff durchgeleitet wird, so unterbleibt die Cytolyse der Eier. Daraus ist ersichtlich, daß die hypertonische Lösung auch toxisch wirken kann, daß jedoch diese toxische Wirkung nur in Anwesenheit von Sauerstoff stattfindet. Ist der Oxydationsvorgang gehemmt, so wird die toxische Wirkung aufgehoben.

Nun erhebt sich die Frage, ob die Oxydationsvorgänge, welche bei der toxischen Wirkung der hypertonischen Lösungen eine so wichtige Rolle spielen, nicht auch bei der entwicklungserregenden Tätigkeit der hypertonischen Lösungen wirksam sind. Die Versuchsresultate bestätigen diese Vermutung. Es wurde nämlich von Loeb bei Seeigeleiern festgestellt, daß, wenn man den Sauerstoff gründlich vertreibt oder durch Zusatz von KCN die Oxydation aufhebt, die hypertonischen Lösungen bezüglich der Entwicklungserregung auch wirkungslos bleiben. Die Eier können in einer solchen sauerstofffreien, resp. KCN-haltigen hypertonischen Lösung auch länger als gewöhnlich verbleiben und werden dadurch zur Entwicklung nicht angeregt.

Aus diesen Versuchsresultaten und Erwägungen geht hervor, daß die Veränderungen, welche durch Wasserentziehung mittels hypertonischer Lösungen ausgelöst werden, von chemischer Art sind, und zwar daß sie in der Modifikation der im Ei sich abspielenden Oxydationsvorgänge bestehen.

Eine tiefere Einsicht in das Wesen der entwicklungserregenden Momente hat man jedoch erst durch die Loebsche neue verbesserte Methode der künstlichen Parthenogenese gewonnen. Aufmerksame Beobachtung des morphologischen Verlaufes der künstlichen Parthenogenese zeigte nämlich, daß nicht nur wirklich weitgehende Analogien, sondern auch gewichtige Differenzen zwischen der durch Spermatozoen hervorgerufenen Entwicklung und der Entwicklung des zur künstlichen Parthenogenese angeregten Eies bestehen. Diese Untersuchungen wurden von vielen Autoren bei verschiedenen Tierformen ausgeführt. Ohne auf die morphologischen Details einzugehen, müssen wir uns doch mit den wichtigsten Ergebnissen dieser Forschungen vertraut machen. Einerseits haben die Resultate der morphologischen Studien der künstlichen Parthenogenese den Ausgangspunkt für die weiteren und eben für die wichtigsten physiologischen Forschungen gegeben, andererseits hat diese Forschungsrichtung ebenfalls große Bedeutung für die Beurteilung der oben besprochenen Hypothese von Boveri, welcher durch morphologische Untersuchungen das Problem der Entwicklungserregung zu entscheiden suchte.

Die Beobachtungen über den morphologischen Verlauf der künstlich parthenogenetisch hervorgerufenen Entwicklung wurden zum Teil von Loeb selbst und außerdem cytologisch von Wilson (212a), Wasilieff (211), Konopacki (91), Petrunkewitsch (185), Driesch (47), Hindle (85) bei Echiniden, von Kostanecki (96—99, 101, 102) bei der Molluske *Mactra*, ferner auch bei Würmern, und zwar von Scott (198) bei *Amphitrite*, von Treadwell (206), bei *Podarke obscura*, von Lefèvre (110) bei *Thalassema mellita* von Kostanecki (100) bei *Aricia* usw. durchgeführt. Da für die Physiologie die wichtigsten Untersuchungen an Echinideneiern vorgenommen wurden, wollen wir uns hier auf die Resultate von Wilson (212a) und Petrunkewitsch (185) beschränken. Diese Untersuchungsresultate lassen sich kurz folgendermaßen zusammenfassen:

Die erste wahrnehmbare Veränderung in den zur künstlichen Parthenogenese angeregten Echinideneiern ist das Auftreten einer undeutlichen Strahlung, welche auf den Eikern zentriert ist. Bald darauf nimmt der Kern an Volumen zu, und es tritt im Innern desselben während dieser Volumenvergrößerung ein deutlicher großer Nucleus auf. Gleichzeitig erscheinen im Protoplasma des Eies zahlreiche

Strahlungssysteme (Cytastern von Morgan); in solchen Fällen ist die primäre Strahlung weniger deutlich ausgeprägt. Darauf folgt eine Reduktion der Strahlungen, und man kann jetzt auch das Verschwinden der Kernmembran wahrnehmen. Nach der Auflösung der Kernmembran kommen wieder die Strahlen zum Vorschein, es bildet sich eine karyokinetische Figur, und von prinzipieller Wichtigkeit ist der Umstand, daß nicht nur die Kernstrahlungen, sondern auch die Cytastern hier als Teilungsapparat fungieren können. Das Zentrosom muß also nicht aus dem in der Eizelle persistierenden Zentrosom herstammen, sondern kann völlig neu entstehen. Kommt es zur Bildung von mehreren Zentrosomen im Ei, so resultiert daraus eine mehrpolige karyokinetische Figur. Die Chromosomen hingegen können ihre Entstehung entweder dem chromatischen Kernretikulum, oder dem Nucleolus des Eikernes verdanken.

Wir sehen aus dieser Beschreibung, daß bereits in den ersten Entwicklungsstadien der künstlichen Parthenogenese sehr deutliche Unterschiede zwischen dieser und der durch Befruchtung hervorgerufenen Entwicklung hervortreten. Wir haben aus der Beschreibung des normalen Befruchtungsprozesses gesehen, daß dort der Teilungsapparat vom Spermatozoon herstammt und nach Angabe der Autoren sich immer durch Zweiteilung vermehrt, um von einer Generation auf die nächste überzugehen. Diese Tatsache hat Boveri seiner Hypothese über das entwicklungserregende Moment zugrunde gelegt. Jetzt ist durch die Wilsonsche Entdeckung dieser Anschauung eigentlich der Boden entzogen. Petrunkewitsch (185) wollte noch die frühere Bovarische Hypothese aufrecht erhalten und suchte auf Grund seiner Präparate nachzuweisen, daß die als Teilungsapparat dienenden Zentrosomen nie neu im Protoplasma entstehen, sondern der Aktivierung des Eizentrosomas ihre Genese verdanken. Jedoch durch die spätere Arbeit Wilsons und besonders die seines Schülers Yatsu (217) wurde nachgewiesen, daß die Zentrosomen sogar in kernlosen Eifragmenten künstlich hervorgerufen werden können, ja sogar dann, wenn die Fragmentation des Eies (*Cerebratulus*) während der Reifungsteilungen vorgenommen wurde, also zu der Zeit, wo die Eizentrosomen an der Bildung der karyokinetischen Figur der Reifungsmitose unter der Oberfläche des Eies beteiligt sind. Dadurch ist also ein wirklich positiver Beweis erbracht, daß die im Eifragment erscheinenden Zentrosomen de novo entstanden sind, und daß ein solches de novo entstandenes Gebilde in der Tat ein bei gewöhnlicher Befruchtung mit dem Samenfaden in das Ei eingeführtes Zentrosom ersetzen kann.

Jedoch in dem oben beschriebenen Verlauf der künstlich parthenogenetischen Entwicklung war eine Tatsache als Unterschied von der durch Befruchtung hervorgerufenen Entwicklung auffallend: Boveri (25) hat auch darauf hingewiesen: „Ein sehr wichtiger Unterschied — sagt dieser Forscher — liegt vor allem darin, daß an dem eingedrungenen Spermatozoon nur eine einzige Sphäre auftritt, wogegen unter der Einwirkung der Loebschen Agenzien nach Feststellungen von Morgan und Wilson eine ganz variable und oft sehr beträchtliche Anzahl entsteht.“ Mit Recht hebt Boveri noch hervor, daß die ganz normale Zellteilung, mithin auch die normale Entwicklung nur dann eintreten kann, wenn in einer sich zur Teilung anschickenden Zelle nicht mehr als zwei Zentren vorhanden sind.

Es ist also zu erwarten, daß die Furchung in den zur künstlichen Parthenogenese angeregten Eiern nicht normal verlaufen wird.

Das ist auch wirklich der Fall. PETRUNKEWITSCH (185) hat in seiner Arbeit über künstliche Parthenogenese bei *Strongylocentrotus* sehr gut diese Abweichungen von dem normalen, uns bereits bekannten Furchungstypus charakterisiert. Diese Unterschiede bestehen nämlich darin, daß bei der parthenogenetischen Furchung 1) die Teilung der Kerne in den einzelnen Blastomeren nicht gleichzeitig erfolgt, 2) daß die Kernteilung ohne Zellteilung stattfindet und daß später simultan die Teilung in mehreren Blastomeren eintritt, 3) daß die aus der Eifurchung resultierenden Zellen ungleich groß sind.

Außerdem konnten noch andere Differenzen sogar bei der Beobachtung lebenden Materials festgestellt werden. Wir haben bei der Beschreibung der durch Befruchtung hervorgerufenen Entwicklung gehört, daß die erste fast momentan erfolgende Wirkung des Spermatozoons darin besteht, daß sich das Ei mit einer Membran, der sogenannten Befruchtungsmembran umgibt, vorausgesetzt, daß das Ei vor der Befruchtung nicht lange im Seewasser liegen geblieben war (O. u. R. HERTWIG). Dieser Prozeß der Membranbildung trat nie bei der künstlichen Parthenogenese ein, welche durch die Wirkung hypertonischer Lösungen veranlaßt wurde. — LOEB machte ferner bei der Beobachtung der Kulturen die Wahrnehmung, daß die aus den befruchteten Eiern hervorgegangenen Larven gewöhnlich an der Oberfläche des Wassers schwimmen, daß sich dagegen parthenogenetische Larven oft nicht vom Boden erheben können. Endlich hängt bei der osmotischen Methode sehr viel von der Individualität des Weibchens ab. Es kommt sehr oft vor, daß man aus einer ganzen Kultur überhaupt gar keine Larven bekommt, während die Eier eines anderen Weibchens zum großen Teil zur Entwicklung gelangen. Auf verschiedenen Entwicklungsstadien sterben auch oft die Keime ab, oft stirbt eine große Anzahl vor Erreichung des Blastulastadiums ab.

Die Unterschiede zwischen dem Verlauf der Entwicklung der befruchteten und der zur künstlichen Parthenogenese durch osmotische Methode angeregten Eier bestehen also in 1) dem wesentlich anderen Verhalten der parthenogenetischen Eier vor der ersten Furchung (Mangel an Befruchtungsmembran, mehrere Zentren), 2) in dem anderen Verlauf der Furchung (ungleichzeitige Kernteilungen, Kernteilung ohne Zellteilung mit nachträglicher simultaner Plasmafurchung, unregelmäßige Zellgröße), 3) in dem anderen Verhalten der schwimmenden Larven (Unmöglichkeit, sich zur Oberfläche der einschließenden Lösung zu erheben, große Sterblichkeit der Larven).

β) LOEBS Methode der Hervorrufung künstlicher Parthenogenese bei Echiniden mit künstlicher Erzeugung der Befruchtungsmembran.

Um ganz richtige Schlüsse aus der künstlichen Parthenogenese auf das Wesen der Befruchtung ziehen zu können, müßte man vor allem dafür sorgen, daß bei der künstlich hervorgerufenen Entwicklung die Vorgänge der natürlichen Entwicklung möglichst genau imitiert werden. Da es ja auch ganz wahrscheinlich ist, daß der Prozeß der Befruchtung recht kompliziert ist, daß er aus mehreren Akten besteht und daß man bei der künstlich hervorgerufenen Entwicklung nicht ganz treu dem Entwicklungsverlauf der aus Befruchtung stammenden Eier folgt, so drängt sich gleich die Vermutung auf, daß

irgendein Glied aus dem komplizierten Faktorenkomplex hier einfach übersehen wurde.

J. Loeb hat seine ganze Energie darauf gerichtet, ein Verfahren zu finden, welches eine ganz exakte Nachahmung der natürlichen Entwicklung gestatten würde. Im Jahre 1905 gelang es ihm (135, 139 o, p, q) wirklich, eine solche Methode zu entdecken, welche alle Uebelstände beseitigt und eine vollständige Nachahmung der durch Befruchtung gewonnenen Entwicklung bildet, und zwar wurde er auf dieselbe durch folgende Beobachtungen geleitet. Wenn man die Eier bei etwa 16° C für 1—3 Minuten in eine Mischung von 50 ccm Seewasser + 2,8 ccm einer einbasischen $^{n}/_{10}$ Fettsäure (Essigsäure, Propionsäure, Buttersäure, Valeriansäure usw.) bringt und sodann mit so wenig saurem Wasser wie möglich in etwa 200 ccm normales Seewasser überträgt, so bilden hier die Eier die Befruchtungsmembran, vorausgesetzt, daß sie nicht zu lange und nicht zu kurz in dem angesäuerten Seewasser geblieben waren. Auch die Kohlensäure, resp. das mit Kohlensäure gesättigte Seewasser wirkt ganz ähnlich wie die Fettsäuren. Dieser der Membranbildung zugrunde liegende Vorgang ist der primäre entwicklungserregende Akt. Schon bei der Beobachtung in vivo, können die Veränderungen im Kern festgestellt werden, die Untersuchungen von Herbst (72, 73) haben auch auf cytologischem Wege den Anfang der Parthenogenese nachgewiesen. Ist die Temperatur sehr niedrig (2–5°), so entwickeln sich die Eier und können eventuell bis schwimmende Larven ausbilden. Das Blastulastadium überschreiten sie aber nicht. Bei höherer Temperatur (15—18°) bilden sich nur die Astrosphären, oder es teilt sich der Kern, aber die Entwicklung erreicht nicht einmal die ersten Furchungsstadien. In dem Falle aber, wo die Furchung stattgefunden hatte, verlief sie vollkommen normal, wie nach der Befruchtung. Es muß also ein Grund vorhanden sein, warum die so begonnene Entwicklung nie zu weiteren Entwicklungsstadien führt. Loeb beantwortet diese Frage dahin, „daß in diesen Eiern, bei denen man die künstliche Membranbildung hervorgerufen hat, zwar die Entwicklung eintritt, daß aber bald auch ein Zerfallsprozeß beginnt, der der Entwicklung des Eies ein Ende bereitet". Es ist also für uns von Wichtigkeit, diesen Prozeß des Zerfalls kennen zu lernen. Die Untersuchung ergab, daß wir es in diesem Fall mit Cytolyse zu tun haben. Sehr charakteristisch ist es, daß das Ei in kleine Kügelchen aufgelöst wird, daß durch diesen Prozeß zuerst die oberflächlichen Schichten angegriffen werden und daß dieser destruktive Vorgang allmählich tiefer fortschreitet. Wir werden weiter unten die Argumente anführen, welche beweisen, daß der Membranbildung und der Cytolyse die nämlichen Prozesse zugrunde liegen. Wenn man diese Tatsache berücksichtigt, so leuchtet es ohne weiteres ein, warum die Anregung durch membranbildende Substanzen keine weiterschreitende Entwicklung veranlassen kann. Der Grund dazu liegt darin, daß das die Membranbildung veranlassende Agens zwar dazu ausreicht, um das Ei zur Entwicklung anzuregen, daß es jedoch das Ei in einem pathologischen Zustande zurückläßt. Der Experimentierkunst Loebs gelang es, die Eier aus diesem pathologischen Zustand zu befreien, und zwar verwendete er hierbei folgende Methoden:

1) Die Eier, bei denen man künstlich die Membranbildung hervorgerufen hatte, wurden entwicklungshemmenden Bedingungen ausgesetzt,

und zwar indem man durch die Kulturgläser Wasserstoff durchleitete oder die Eier in KCN-haltiges Seewasser übertrug (die optimale Expositionsdauer beträgt 2 Stunden, die Lösung: 50 ccm Seewasser + 2 ccm $^1/_{20}$-proz. KCN). In beiden Fällen wirkt also der Sauerstoffmangel. Wie die Erholung des geschädigten Eies in dem sauerstofffreien Medium stattfindet, läßt sich schwer positiv entscheiden. Loeb stellt hier die Hypothese auf: Wenn wir annehmen, daß die dem Leben des Eies drohende Cytolyse durch gewisse cytolytische Körper veranlaßt wird, „so können wir weiter annehmen, daß das Ei sich dieser Stoffe durch die Hydrolysen entledigt. Sind diese Stoffe zerstört, so kann nunmehr das Ei ungestraft sich entwickeln.“

2) Bedeutend leichter läßt sich jedoch der geschädigte Zustand, in welchem sich das Ei befindet, auf eine andere Weise beseitigen. Diese Methode beruht nämlich darauf, daß man die zur Membranbildung künstlich angeregten Eier in die hypertonische Lösung überträgt und ihrer Wirkung eine Zeitlang aussetzt. Nun drängt sich die Frage auf, worin eigentlich die Wirkung der hypertonischen Lösungen besteht, durch welche der geschädigte Zustand derselben beseitigt wird. Daß man es hier mit einer rein chemischen Reaktion und nicht etwa allein mit einer rein physikalischen Erscheinung zu tun hat, geht schon daraus hervor, daß die Geschwindigkeit der Reaktion dem Gesetz van't Hoffs und Arrhenius' entspricht. Bekanntlich haben diese Forscher festgestellt, daß die Geschwindigkeit des Reaktionsverlaufes bei einer Temperaturerhöhung eine andere bei chemischen Reaktionen als bei rein physikalischen Erscheinungen ist, daß nämlich der Temperaturkoeffizient für chemische Reaktionen ca. 2—3 für je 10° C beträgt, dagegen physikalische Vorgänge überhaupt einen niedrigeren Temperaturkoeffizienten aufweisen. Loeb hat durch seine Versuche nachgewiesen, daß die Expositionsdauer für die hypertonische Lösung kürzer sein kann, um den gleichen Effekt zu erreichen, wenn die Lösung bei einer höheren Temperatur ihren Einfluß ausübt. Der Temperaturkoeffizient beträgt hier nämlich 3—5 auf je 10° C — es leuchtet also ein, daß wir es in diesem Fall nicht mit einer physikalischen Erscheinung, sondern mit einer chemischen Reaktion zu tun haben. Die Natur derselben ist auf Grund weiterer Untersuchungen Loebs ebenfalls aufgeklärt; in einer ganzen Reihe planvoll angestellter Experimente hat dieser Forscher (139x) nachgewiesen, daß die hypertonische Lösung sich nur in Anwesenheit des Sauerstoffes wirksam erweist, mit anderen Worten, daß nur durch sauerstoffhaltige Lösungen das Echinidenei von dem schädigenden Zustand, in welchen es durch den Prozeß der Membranbildung geraten ist, befreit werden kann. Dadurch ist also ein weiterer Beweis geliefert, daß die chemische Reaktion, welche durch die Wirkung hypertonischer Lösungen in den Eiern herbeigeführt worden ist, im Zusammenhang mit Oxydationsvorgängen steht. Wenn die Oxydationsvorgänge durch Zusatz von KCN zu den hypertonischen Lösungen verhindert werden, oder wenn man den Sauerstoff aus der Lösung vertreibt, indem man Wasserstoff durchleitet, so bleibt die Wirkung derselben auf den Zustand der Eier aus, und diese fallen bald der Cytolyse anheim. Enthält dagegen die Lösung Sauerstoff, so verläuft die Entwicklung vollkommen normal und unterscheidet sich nicht von der durch Befruchtung hervorgerufenen. Die Befruchtungsmembran wird gebildet, die Furchung verläuft nach dem gewöhnlichen, oben (vgl. S. 807) beschriebenen Typus, die Larven schwimmen unter der

Oberfläche der Flüssigkeit. Besondere Beachtung verdient aber auch die von Loeb beobachtete Tatsache, daß ein sehr hoher Prozensatz (oft 100 Proz.) der Eier sich zu normalen Plutei entwickelt.

Fassen wir jetzt kurz die Ergebnisse der Forschungen über die neue Methode der künstlichen Parthenogenese zusammen, so stellt sich das Hauptresultat folgendermaßen dar:

Die künstliche Membranbildung genügt, um die Entwicklung in Gang zu setzen. Aber der Membranbildungsprozeß läßt das Ei in einem geschädigten oder abnormen Zustand zurück. Wenn es sich nun in diesem Zustand zu entwickeln beginnt, so geht es rasch an Cytolyse zugrunde. Es gibt zwei Verfahren, um das Ei von dieser schädlichen Nebenwirkung zu befreien: erstens, indem man es auf zwei bis drei Stunden in eine Lösung bringt, in welcher die Oxydationsvorgänge gehemmt sind (durch Zusatz von KCN oder Vertreibung des Sauerstoffes), in diesem Falle zerstört das Ei selbst die schädlichen Substanzen; zweitens, indem man das Ei der Wirkung von hypertonischen, sauerstoffhaltigen Lösung auf einige Zeit aussetzt. Die Wirkung der hypertonischen Lösung besteht im letzteren Fall darin, daß sie den Ablauf der Oxydationsvorgänge, welche durch die membranbildenden Substanzen in Gang gesetzt wurden, gewissermaßen rektifiziert, und durch diese Modifikation den normalen Gang der Entwicklungsvorgänge bedingt.

Das Verfahren bei der neuen kombinierten Methode der künstlichen Parthenogenese schildert Loeb folgendermaßen: „Die Eier werden zuerst mit einer Säure behandelt, welche Membranbildung verursacht. Zu diesem Zweck werden 3 ccm einer $^{n}/_{10}$ Lösung einer Fettsäure, z. B. Essigsäure, Propionsäure, Buttersäure oder Valeriansäure usw., zu 50 ccm Seewasser zugesetzt. Die Eier bleiben in dieser Lösung $^{1}/_{2}$—$1^{1}/_{2}$ Minuten. Wenn sie in normales Seewasser zurückgebracht werden, bilden sie eine Membran, welche sich durch nichts von der Befruchtungsmembran unterscheidet. Die Eier bleiben dann 5—10 Minuten in normalem Seewasser und werden dann in eine Mischung von 100 ccm Seewasser + 15 ccm $2^{1}/_{2}$ n NaCl-Lösung gelegt, worin sie 20—50 Minuten bleiben. Da die genaue Zeit, wann sie aus diesem hypertonischen Seewasser herausgenommen werden sollen, nicht im voraus bestimmt werden kann und auch nicht allein von der Temperatur abhängig ist, ist es nötig, von Zeit zu Zeit, in 3—5 Minuten Portionen der Eier in normales Seewasser zurückzubringen. Wenn sie nur einige Minuten zu lange in dem hypertonischen Seewasser gelassen werden, so kann die Entwicklung abnorm sein“ [1]).

1) Die hier nach J. Loeb angegebene Methode wurde von diesem Autor für das Material in Kalifornien ausgearbeitet. In Europa ergibt diese Methode nie so günstige Resultate in bezug auf den Prozentsatz der sich gut entwickelnden Keime. Ich habe sie in Triest und Neapel versucht. Warum gelingt sie nicht so gut wie in Kalifornien? Das muß entweder an dem Material oder an gewissen Abweichungen in der Konstitution des Seewassers liegen. Selbstverständlich gibt es oft sehr beträchtliche individuelle Unterschiede zwischen dem hiesigen und dem amerikanischen Material. Aber Loeb macht in seinem letzten Buche (149) noch auf eine weitere Wahrnehmung aufmerksam, daß die Resultate schlechter werden, wenn die Seeigel vorher an Sauerstoffmangel gelitten haben, oder wenn die Eier einige Zeitlang im Seewasser bei höherer Temperatur gelegen haben. Für seine Versuche nimmt er Tiere direkt von den Felsen an der Küste.

Die zweite Möglichkeit, auf die mich Prof. Loeb persönlich aufmerksam

γ) Methoden der Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese bei Echiniden von Delage, Shearer und Lloyd.

Neben den Methoden von Delage, welche in innigem Zusammenhang mit dem von Loeb angegebenen Verfahren stehen, verdient noch die Methode von Delage Beachtung, welche in neuerer Zeit von diesem Forscher veröffentlicht worden ist. Mit dieser Methode ist es nämlich Delage (42) gelungen, sehr weit vorgerückte Entwicklungsstadien zu gewinnen. Sein neues Verfahren war folgendes: Auf je 50 ccm einer Stammlösung, deren Zusammensetzung wir bald besprechen werden, wurden 28 Tropfen $\frac{n}{10}$ Tanninsäure zugesetzt und in dieser Lösung die Eier 5 bis 6 Minuten belassen. Sodann wurden der Lösung (auf 50 ccm) 30 Tropfen $\frac{n}{10}$ Ammoniaklösung hinzugefügt, wovon 28 dazu dienen, die Tanninsäure zu neutralisieren, so daß in der Lösung 2 Tropfen Ammoniak verbleiben und die Alkaleszenz der Lösung entsprechend erhöhen. In dieser Lösung blieben die Eier 1 Stunde lang liegen. Die Stammlösung selbst bestand in einer Serie von Experimenten aus Salzen, wie NaCl, KCl, also aus im Seewasser enthaltenen Salzen, und Delage verwendete sie in gewissen Versuchen in verschiedenen Gemischen, z. B. $NaCl + Mg\,Br_2$. Außer diesen Salzen benutzte er in anderen Experimentenserien Stoffe, welche im Seewasser nicht vorkommen, wie Zuckerlösungen und Gemische von Zucker und verschiedenen Salzen, wie Zucker + NaCl, Zucker + KCl, Zucker + $MgCl_2$, Zucker + $CaCl_2$, Zucker + Na_2SO_4, Zucker + $MgBr_2$, Zucker + Na_2PO_4. Außer diesen Gemischen wurden als Stammlösungen auch noch in ihrer Zusammensetzung geänderte Flüssigkeiten wie Seewasser und Zuckerlösungen benützt. Besondere Beachtung verdient dabei selbstverständlich die Konzentration dieser Substanzen. Delage gibt an, daß die Lösungen, welche mit Zusatz von Tanninsäure und Ammoniak als Mittel zur Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese gedient haben, nicht nur hypotonisch, sondern iso- und hypertonisch sein können.

Delage (42) hat mit dieser Methode und ihren Modifikationen wichtige Resultate bekommen, da es ihm gelang die Entwicklung der Echiniden bis über die Metamorphose zu führen. Er hat bei diesem Ver-

---

machte, ist die, daß das Seewasser an europäischen und an amerikanischen Küsten einen verschiedenen Gehalt an Hydroxylionen aufweisen kann, ein Unterschied, den man selbstverständlich durch Zusatz von alkalischen oder sauren Substanzen ausgleichen kann. Ich verweise hier auf diese möglichen Fehlerquellen, die bei künftigen Untersuchungen in Europa berücksichtigt werden können.

Ich möchte hier nur noch hervorheben, daß die in Europa mißlungenen Versuche der Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese den Wert, die Tragweite und Beweiskraft der mit so glänzendem Erfolg durchgeführten Experimente Loebs gar nicht beeinträchtigen. Durch vielleicht unbedeutende Modifikation dieser Methode wird man wahrscheinlich mit ihr auch in Europa die gleichen Resultate erzielen. Wenn dagegen die Ursache vielleicht in der individuellen Beschaffenheit des Materials liegt, so bleiben doch die an dem dortigen Material gewonnene Resultate nicht weniger beweiskräftig.

Es ist auch weiter zu beachten, daß, wenn auch die Dottermembran sich auf der Eioberfläche nach der Behandlung der Eier mit Fettsäuren nicht abgehoben hat, die Natur des Eies derart geändert ist, daß durch Einwirkung hyperthonischer Lösung sich die Anregung zur künstlichen Parthenogenese bewerkstelligen läßt.

fahren sechs metamorphosierte Exemplare von *Strongylocentrotus lividus* bekommen, von denen zwei beträchtliche Dimensionen erreichten und rudimentäre Gonaden ausgebildet haben (Delage, 43).

Auf die nähere Besprechung der Methode von Delage werde ich noch weiter unten eingehen. Hier möchte ich nur bemerken, daß sie ebenfalls nicht absolut zuverlässig ist. Ich habe sie in Neapel verwendet, selten ist es mir aber gelungen, weiter vorgerückte Stadien zu gewinnen; gewöhnlich entwickelten sich die *Sphaerechinus*-Keime nur bis zum Blastulastadium. Es ist leicht möglich, daß das bereits über das Loebsche Verfahren Gesagte auch hier zutrifft, daß also die Qualität des Materials und des Seewassers den Ausschlag gibt, daß man also für verschiedene Verhältnisse gewisse Modifikationen einzuführen hätte.

Shearer und Lloyd (199) haben in ihrer soeben erschienenen Arbeit über eine große Anzahl von Experimenten über künstliche Parthenogenese von *Echinus esculentus* berichtet die in der englischen zoologischen Station in Plymouth ausgeführt wurden. Sie arbeiteten zum Teil mit der oben beschriebenen Methode von Delage und erhielten verhältnismäßig günstige Resultate. Die größte Zahl der am weitesten vorgerückten Stadien, in denen die parthenogenetisch zur Entwicklung angeregten Tiere ihre Metamorphose durchgemacht haben, wurde bei Anwendung der Loebschen Methode erzielt. Fig. 246 zeigt einen parthenogenetischen Pluteus, in Fig. 247 und 248 sind zwei Tiere nach bereits zurückgelegter Metamorphose in weit vorgerücktem Entwicklungsstadium dargestellt. Die künstliche Parthenogenese aller hier abgebildeten Tiere wurde mit der Loebschen Methode erreicht, die Tiere wurden aber vom Pluteusstadium an mit Diatomeenkulturen nach der von Allen und Nelson (1) angegebenen Methode gefüttert.

Sehr interessant ist die Tatsache, daß die durch Parthenogenese entstandenen Larven sich in ihrer Organisation von den spermatisch erzeugten unterscheiden. Die Länge der Arme, das Wachstumstempo, die Dislokation des Pigmentes wie auch die Differenzen in der Durchsichtigkeit des Protoplasmas lassen nach den Angaben von Shearer und Lloyd den Unterschied zwischen den parthenogenetischen und den durch Befruchtung erzeugten Tieren auf den ersten Blick erkennen. In dieser Beziehung weichen die Angaben dieser Autoren von denjenigen von Delage ab. Sowohl bei Anwendung der Methode von J. Loeb wie auch derjenigen von Delage war in den Kulturen von Shearer und Lloyd die Mortalität der parthenogenetischen Keime ziemlich groß, so daß nur ein kleiner Prozentsatz spätere Stadien erreichte. Aus diesem Grunde stellten die Autoren auch Versuche an, in denen die beiden Methoden kombiniert wurden; sie suchten durch Behandlung mit Fettsäuren (Buttersäure) die Dottermembran an den Eiern hervorzurufen und behandelten sodann die Keime mit der Flüssigkeit von Delage[1]).

1) Das Verfahren war hier also folgendes: 1) Die Eier wurden 1,5 Minuten mit 3 ccm $\frac{n}{10}$ Buttersäure behandelt, 2) in gewöhnlichem Seewasser gut ausgewaschen, 3) sodann übertragen in: 10 ccm Seewasser + 40 ccm 1,13 m Zuckerlösung + 1,4 ccm $\frac{m}{60}$ Tanninsäure. Hier wurden die Eier 6 Minuten liegen gelassen, und bald darauf wurde dieser Flüssigkeit 1,5 ccm $\frac{10}{n}$ Ammoniak hinzugesetzt. In so veränderter Flüssigkeit blieben die Eier 1 Stunde lang, sodann wurden sie ausgewaschen und in normales Seewasser übertragen.



Fig. 246.



Fig. 247.

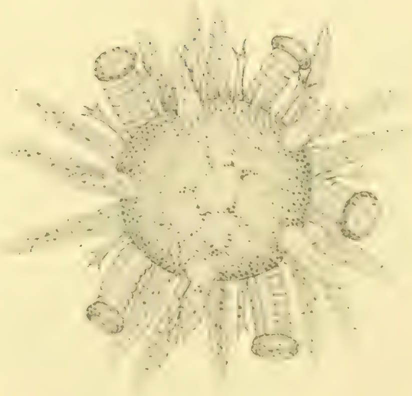


Fig. 248.

Fig. 246. Pluteus von *Echinus esculentus*, erhalten auf dem Wege der künstlichen Parthenogenese. Methode von J. Loeb. Nach Shearer und Lloyd (199).

Fig. 247—248. Parthenogenetisch erzeugte (Methode von J. Loeb) *Echinus esculentus* nach der Metamorphose. Nach Shearer und Lloyd (199).

Bei Anwendung dieser Methode ließ sich ein bedeutend größerer Prozentsatz der sich entwickelnden Eier erzielen.

Viel ungünstiger waren die Erfolge, wo es sich darum handelte, mit der letzterwähnten Methode spätere Stadien zu erhalten, welche auch die Metamorphose überstehen; die Autoren erklären dies durch Veränderung des Entwicklungstempos. Die parthenogenetischen Kulturen entwickeln sich hier zuerst bedeutend schneller und diese Beschleunigung findet, auch in dem intensiveren Wachstum der Plutei ihren Ausdruck.

δ) Weitere Forschungen über künstliche Parthenogenese bei Echiniden und Analyse der entwicklungserregenden Momente vom Standpunkte dieser Forschungsergebnisse.

Die Entdeckung der Methode der künstlichen Parthenogenese durch J. Loeb, bei welcher der Befruchtungsvorgang genau imitiert wurde und sich die Dottermembran künstlich hervorrufen ließ, hat die Anregung zu zahlreichen neuen Forschungen gegeben, welche nicht nur unsere Kenntnisse auf dem Gebiete der künstlichen Par-

thenogenese wesentlich erweitert, sondern auch die Analyse der bei der Befruchtung wirkenden Faktoren, wenigstens in den wichtigsten Zügen ermöglicht haben.

Aus dem Vorhergehenden haben wir ersehen, daß in der neuen Methode der künstlichen Parthenogenese sich zwei Hauptakte feststellen lassen: die Hervorrufung der Befruchtungsmembran und die Regulierung der im ersten Akt bereits angeregten Entwicklung.

Wir haben gesehen, daß die Membranbildung durch mancherlei Stoffe veranlaßt werden kann; eine ganze Reihe von Arbeiten, welche von Loeb (149, 150) und den in seinem Laboratorium arbeitenden Forschern ausgeführt wurden, beweist, daß bezüglich der Natur dieser Stoffe eine Verallgemeinerung möglich ist. Man kann nämlich feststellen, daß hämolytisch wirkende Substanzen auch membranbildend sind. Zu den hämolytischen Substanzen gehören bekanntlich (Köppe): 1) gewisse spezifische Stoffe, wie Glukoside, also Saponin, Digitalin, Solanin usw. und gallensaure Salze, durch welche, wie es Loeb und Knaffl-Lenz (88) dargetan haben, sich auch die Bildung der Membran hervorrufen läßt; 2) eine Reihe von fettlösenden Stoffen, wie Benzol, Chloroform, Aether usw., von denen schon lange vor den Loebschen Experimenten aus der Arbeit von C. Herbst (71) bekannt war, daß sie auch imstande seien, eine Befruchtungsmembran hervorzurufen. Die Cytolyse beschränkt sich hier nicht nur auf die oberflächlichen Schichten, was, wie oben erwähnt wurde, die Befruchtungsmembran hervorruft, sondern greift die ganze Eizelle an, und wenn man nicht genug rasch arbeitet, geht das Ei dabei bald an Cytolyse zugrunde; 3) hierher gehört auch destilliertes Wasser, denn es bewirkt die Cytolyse noch schneller, und die Wirkung dieses Mittels zeichnet sich durch eine verhältnismäßig lange dauernde Latenzperiode aus, auf welche ein rapider Ablauf der Cytolyse folgt; es ist offenbar, daß man hier dieses Anfangsstadium der Cytolyse, welches sich durch Membranbildung auszeichnet, nicht gut erfassen kann. 4) Die Wirkung der Wasserstoffionen, welche hämolytisch wirken, habe ich schon besprochen; wir wissen, daß Loeb bei seiner neuen Methode die Fettsäuren zur Hervorrufung der Membran anwendet. 5) Es ist endlich aus den Arbeiten aus dem Gebiete der Hämatologie bekannt, daß das Blutserum fremder Species stark hämolytisch wirkt.

Inbezug auf den letzterwähnten Punkt stellte J. Loeb eine ganze Reihe von Experimenten an, über die er in mehreren Mitteilungen (144, 158, 168) berichtet. Es ist ihm zuerst gelungen die Membranbildung durch das Blut der Sipunculiden und Säugetiere auszulösen. Es zeigte sich also dabei, daß nicht nur die Spermatozoen, sondern das Blut und auch die Gewebeextrakte Stoffe enthalten, welche die Membranbildung hervorrufen. Wie ich bereits in dem methodischen Teil hervorgehoben habe, waren die Eier sehr vieler Weibchen (90 Proz.) gegen Ochsenserum unempfindlich, d. i. sie ließen sich zur Membranbildung durch Behandlung mit diesem Stoff nicht anregen. Loeb (153) hat jedoch festgestellt, daß man die Wirksamkeit des Blutserums erheblich steigern kann, wenn man demselben etwas $SrCl_2$ zusetzt, oder noch besser, wenn man die Eier mit einer Lösung dieses Salzes [1])

1) Das Verfahren der Empfindlichkeitserhöhung der Seeigeleier gegen artfremdes Serum besteht also darin, daß man erst die Eier in einer mit Seewasser is-

einige Minuten vorbehandelt. Nach diesem Sensitivierungsprozeß werden die Eier für andere Körpersäfte und Gewebeextrakte empfindlich.

Es war ferner sehr wichtig, zu erforschern, ob die Eier von Echiniden sich so weit sensitivieren lassen, daß Blutserum oder Gewebeextrakte der eigenen Art imstande wären, sie zur Membranbildung anzuregen. Damit steht nämlich im innigsten Zusammenhange die Frage, ob diese Immunitätserscheinung auf der Existenz von Antikörpern in dem betreffenden Ei beruht, oder aber durch eine spezifische Undurchlässigkeit der Zellen für die Lysine des eigenen Körpers bedingt ist. Die letzte Vermutung hat sich als richtig erwiesen, da die Experimente von J. LOEB ergeben haben, daß sich die Echinideneier durch Strontiumchloridlösung gegenüber Gewebssäften der eigenen Art nicht sensitivieren lassen[1]).

Weitere Forschungen über die Wirksamkeit von Blutsera verdanken wir den neuen Untersuchungen von T. B. ROBERTSON (187 bis 190), welcher sowohl das Problem der Sensitivierung, wie auch der Entwicklungserregung durch Blutsera studiert hat. Er hat zuerst gefunden, daß die sensitivierende Wirkung nicht ausschließlich dem $SrCl_2$, sondern auch $CaCl_2$, obschon in schwächerem Grade, zukommt und daß diese Eigenschaften der Salze der alkalischen Erde aller Wahrscheinlichkeit nach darauf beruht, daß diese Substanzen die Präzipitation der entwicklungserregenden Materie auf dem Ei herbeiführen.

Das war auch der Ausgangspunkt für weitere Untersuchungen, in welchen ROBERTSON die Isolation der entwicklungserregenden Substanzen aus dem Blutserum durchzuführen suchte. Ich muß sogleich am Eingang der Schilderung dieser Untersuchungen bemerken, daß nach meiner Beurteilung die von ROBERTSON (187—190) stets angewandte Bezeichnung dieser Substanz „the fertilizing agent“ (der befruchtende Faktor) absolut nicht berechtigt ist. Wir wissen bereits und werden noch bei weiterer Analyse des Befruchtungsprozesses darauf eingehen, daß die Membranerzeugung mit dem Befruchtungsprozeß noch nicht identisch ist. Es muß noch ein anderer Faktor dazu kommen, welcher auf der Regulierung der bei Membranerzeugung in Gang gesetzten Vorgänge beruht. Alles also, was ROBERTSON als befruchtendes Moment bezeichnet, bildet eigentlich nur den ersten Teil der Entwicklungserregung d. i. die künstliche Membranerzeugung. Der Begriff der Befruchtung in unserem Problem des Entwicklungsreizes setzt die Anregung zur normalen Entwicklung voraus, was in den Versuchen von ROBERTSON nicht erreicht wurde. Aber auch bei dieser Einschränkung sind die Versuchsergebnisse von ROBERTSON von großer biologischer Bedeutung.

---

osmotischen Lösung von NaCl wäscht und sie dann in eine $^{3}/_{20}$ m Lösung von $SrCl_2$ bringt. Nach 5—10 Minuten (oder, wenn nötig, noch später) wird je ein Tropfen Eier aus dieser Lösung in eine Mischung von 1 ccm Seewasser und 1 ccm Blutserum gebracht. Das letztere muß durch Zusatz von NaCl mit dem Seewasser isosmotisch gemacht werden (LOEB 153).

1) Es ist aber zu beachten, daß die Sensitivierung der Eier gegenüber Blut resp. Körpersäften anderer Species nicht immer nötig ist. So hat GODLEWSKI (63, 64) nachgewiesen, daß man durch Behandlung unbefruchteter Echinideneier mit dem Blute des Anneliden *Chaetopterus* in allen Eiern immer die Membranbildung veranlaßt.

Robertson ist es nämlich gelungen, die Substanz, welche die Membranbildung veranlassen kann, aus dem Blutserum zu isolieren. Was das Technische betrifft, muß ich auf die Arbeiten von Robertson (189, p. 342 u. 77; 187, p. 98) verweisen, hier möchte ich nur bemerken, daß das Prinzip darin bestand, daß man im Ochsenserum zuerst die Präzipitation der in Rede stehenden Substanz durch Baryumchlorid hervorrief, sodann die Lösung dieses Präzipitates in Säuren und endlich Repräzipitation dieser Substanz durch Aceton bewirkte. Diese Substanz, welche die Eigenschaft der Membranerzeugung besaß, wurde durch diese Prozeduren aus dem Blutserum isoliert und von Robertson zuerst „Oocytase", später „Oocytin" genannt.

Mit Oocytin konnte man bei entsprechender Verdünnung nicht nur die Membranerzeugung, sondern auch die Cytolyse (bei längerer Exposition) und die Agglutination [1]) der Eier hervorrufen. Diese Substanz zeigt thermostabile Eigenschaften, d. h. sie büßt ihre Wirksamkeit auch bei 58° C nicht ein, auch wenn die Exposition 19 Stunden dauert.

Robertson (188) untersuchte ferner die Eigenschaften des Oocytins, und zwar wollte er entscheiden, ob es enzymatischen Charakter aufweist, verglich es mit Trypsin, Pepsin und Lipase, Emulsin und Peroxydasen und gelangte zu der Ueberzeugung, daß wir es hier nicht mit einem Enzym zu tun haben. Die chemischen Reaktionen weisen wieder darauf hin, daß „Oocytin" kein Protein ist.

Aus allen diesen Forschungen geht zur Genüge hervor, daß die Blutsera ihre membranerzeugenden Wirkungen dem Oocytin verdanken. Es wurde nun hierbei die Beobachtung gemacht, daß verschiedene Sera verschiedene Wirksamkeit aufweisen und daß ihre Wirkungskraft in hohem Grade von der Verdünnung abhängt, und zwar wirkt das Serum in bezug auf Membranerzeugung und Cytolyse in verdünntem Zustande viel energischer als in unverdünntem. Robertson hat in einer sehr geistreich angestellten Experimentenserie nachgewiesen, daß diese Erscheinung sich folgendermaßen erklären läßt: Im Blutserum finden sich neben Oocytin, welches bekanntlich agglutinierend, membranerzeugend und cytolysierend wirkt, auch andere Substanzen, welche dieser Aktion des Oocytins entgegenwirken. Wird das Blutserum verdünnt, so treten die dem Oocytin entgegenwirkenden Substanzen in geringerer Konzentration im Blutserum auf, deshalb vermag das Oocytin bedeutend energischer zu wirken. Es gibt Sera, welche auch ohne Verdünnung ihre membranerzeugende Wirkung äußern, und wahrscheinlich fehlen in denselben jene hemmenden Substanzen, sodaß in ihnen durch Verdünnung auch die eigentümliche membranerzeugende Wirkung herabgesetzt würde.

Daß die hemmend wirkenden Substanzen tatsächlich vorhanden sind, ersehen wir aus Experimenten von Robertson, in denen er die Eier mit Blutserum und noch anderen Proteinsubstanzen behandelte. Die nur mit Ochsenblutserum behandelten Eier bildeten die Befruchtungsmembran, während bei Zusatz von verschiedenen Proteinen zum Seewasser, in welches die Eier übertragen worden waren, die Membranbildung ausblieb. Die Proteine vermochten auch die Membranbildung zu verhindern, welche der Forscher durch Fettsäuren,

1) Agglutination beruht auf Zusammenrinnen der Eier zu größeren einheitlichen Klumpen.

Saponin oder sogar durch Sperma hervorrufen wollte. Von den Proteinen erwies sich in dieser Hinsicht Ovomukoid als besonders wirksam.

Durch Proteine läßt sich auch die künstliche Cytolyse verhindern, welche man bekanntlich mit Saponin oder Blutserum leicht veranlassen kann.

Die Eigenschaft der Membranerzeugung wird in dem Blutserum, welches längere Zeit stehen gelassen wurde, sehr langsam herabgesetzt, wenn sich keine Blutkörperchen im Blute befinden. Ein längerer Kontakt des Serums mit Blutkörperchen dagegen bewirkt, daß es seine membranerzeugende Eigentümlichkeit bedeutend schneller einbüßt.

Nachdem wir nun die die Membranbildung auslösenden Substanzen, sowie auch deren Eigentümlichkeiten und Wirkungsverhältnisse kennen gelernt haben, wollen wir zur weiteren Analyse dieses ersten Aktes der Entwicklungserregung schreiten. Die erste Frage, welche hier ermittelt werden muß, lautet:

Was für Veränderungen werden durch den Prozeß der Membranbildung hervorgerufen, und wie können diese Veränderungen den Anlaß zum Beginn der Entwicklungserregung liefern?

Den Mechanismus der Membranbildung habe ich bereits oben (p. 807 u. 808) von morphologischem Standpunkte aus geschildert. Was die physikalischen Eigenschaften der Zelle betrifft, so war E. N. Harvey (67, 68) auf Grund seiner Studien bei *Toxopneustes variegatus* und *Arbacia pustulata* zu dem Ergebnis gelangt, daß die Membranbildung einer gewissen im Eiinnern enthaltenen membranogenen Substanz ihre Genese verdankt. Diese Substanz kann jedoch die äußerliche Ooplasmaschicht des reifen Echinideneies unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht passieren, da diese äußere Schicht für sie impermeabel ist. Die die Membranbildung hervorrufenden Substanzen verändern die Permeabilität dieser äußeren Schicht für die membranogene Substanz, und nachdem sie mit Seewasser in Berührung gekommen ist, muß die letztere sofort erstarren.

J. E. Elder (49), welcher sich neuerdings mit diesem Problem befaßte, kommt zu dem Schluß, daß die künstlich oder durch den Befruchtungsakt hervorgerufene Dotterhaut als Niederschlagsmembran an der Eioberfläche entsteht, und zwar als Ergebnis einer Reaktion, welche zwischen der aus dem Protoplasma austretenden Flüssigkeit einerseits und der in gelösten Zustand übergehenden inneren Lamelle der äußeren Schicht (sogenannte Zona pellucida) andererseits vor sich geht.

Nach J. Loeb (160) findet wärend der Membranbildung an der Eioberfläche eine Verflüssigung statt, welche durch die Wasserabsorption bedingt ist. Diese Wasserabsorption faßt J. Loeb als einen Imbibitions- oder Lösungsvorgang einer kolloidalen Substanz auf, welche die Oberflächenschicht des unbefruchteten Eies bildet. Dieser Prozeß hat nach J. Loeb den Charakter einer Cytolyse, welche die oberflächlichen Eischichten betrifft.

J. Loeb stellt ferner die Hypothese auf, daß die Rindenschicht des unbefruchteten Eies einen Stoff enthält, der in das Ei dringen muß, um dasselbe zur Entwicklung anzuregen. Man könnte sich dabei vorstellen, daß die Rindenschicht eine Art fester Kruste ist, die erst

erweicht resp. verflüssigt werden muß, um die Stoffe, die sich an der Eioberfläche befinden, in das Eiinnere hineindiffundieren zu lassen.

Aus dieser Zusammenstellung ist ersichtlich, daß die genannten Forscher in dieser recht wichtigen Frage des Mechanismus der Membranentstehung bezüglich der physikalischen Veränderungen des Eies im ersten Akt der Befruchtung resp. der Parthenogenese noch lange nicht einig sind. Denn die einen nehmen ein Hineindringen gewisser Substanzen in das Eiinnere an, die anderen halten das Hervortreten der Substanzen aus dem Eiinneren auf die Oberfläche des Eies und den Kontakt derselben mit dem umgebenden Medium für unerläßlich.

Sehr wichtig und lesenswert scheint mir auf diesem Gebiete die soeben erschienene Arbeit von L. V. HEILBRUNN (68a) zu sein, welcher auch eine genauere Diskussion der diesbezüglichen Literatur durchführt. Der genannte Autor weist nach, daß alle diejenigen Substanzen, welche die Dottermembran an den Eiern künstlich zu erzeugen vermögen, sich durch niedrige Oberflächenspannung auszeichnen. Wenn das Ei mit solchen Substanzen behandelt wird, so werden dadurch seine physikalischen Eigenschaften besonders hinsichtlich der Oberflächenspannung verändert. HEILBRUNN (68a) stellt den ganzen Prozeß folgendermaßen dar: Ein unbefruchtetes Ei ist mit einer Substanz umgeben, die als Gel oder Semigel bezeichnet werden könnte. Einzelne Abschnitte dieser Schicht zeigen wie sonst jede Oberflächenschicht ein deutliches Bestreben, sich auf eine möglichst kleine Fläche zusammenzuziehen, wodurch die Oberflächenspannung dieser Schicht bedingt ist. Die inneren Eischichten befinden sich demnach unter einem gewissen Drucke, welcher aber durch den Quellungsdruck der Proteinsubstanzen des Ooplasmas kompensiert ist. Wird die Oberflächenspannung der äußeren Gelschicht des Eies durch Uebertragung des Eies in Flüssigkeiten von geringerer Oberflächenspannung herabgesetzt, so kann sich jetzt der innere Quellungsdruck äußern und die unter der Oberfläche liegenden Substanzen können aufquellen, was dem Membranbildungsprozeß zugrunde liegt. Bleibt die Oberflächenspannung beständig herabgesetzt, so kann das ganze Ei cytolisieren.

Die Ansichten von L. HEILBRUNN scheinen mir vollkommen berechtigt zu sein und die Dottermembranbildung am besten zu interpretieren. Sie erklären auch am besten den innigen Zusammenhang der Membranbildung und der Cytolyse. Und dieser innigste Zusammenhang der beiden Erscheinungen scheint auch durch andere Beobachtungen bestätigt zu werden. Es ist z. B. bekannt, daß der Vorgang der künstlichen Membranbildung direkt in den der Cytolyse übergeht. Eine Reihe von Substanzen, welche die Membranbildung hervorrufen, können auch die Cytolyse veranlassen [1]). Auch das neuerdings von ROBERTSON aus dem Blutserum isolierte Oocytin ruft nicht nur die Membranbildung hervor, sondern vermag auch die Cytolyse zu veranlassen. Auch wenn z. B. unter dem Einfluß fremdartiger Spermatozoen sich die Dottermembran bildet, kann oft binnen recht kurzer Zeit Cytolyse des ganzen Eies eintreten, so daß das Ei vollständig zerfällt (GODLEWSKI, 64). Es scheint mir also

1) Vgl. in dieser Beziehung LOEB (160) und KONOPACKI (92), welcher den Prozeß der Cytolyse auch morphologisch untersuchte und zwei Arten der Cytolyse unterscheidet: eigentliche Cytolyse, welche bei der Membranbildung eine Rolle spielt und Cytoschise, die oftmals bei der Einwirkung von verschiedenen Agenzien auftritt. Diese Hypothese bedarf aber noch weiterer Prüfung.

recht wahrscheinlich zu sein, daß während der Membranbildung auf der Eioberfläche dieselben physikalischen Vorgänge stattfinden, welche bei der Cytolyse im ganzen Ei verlaufen, d. i. die künstliche Zerstörung der Emulsionsstruktur, resp. die künstliche Trennung der losen chemischen Verbindung von zwei Bestandteilen dieser Emulsion, was mit der Aufquellung der oberflächlichen Eischicht verbunden sein muß.

Jedoch den wichtigsten Punkt dieser Frage bildet der kausale Zusammenhang zwischen den chemischen Vorgängen im Eiinnern und der Membranbildung.

Zur Ermittlung dieser Frage sind zwei Tatsachen von Wichtigkeit:

1) Das Ei, welches die Dottermembran erzeugt hat, zeigt deutlich die Entwicklungstendenz; wenn die Eier einige Zeit lang sich in sauerstofffreiem Medium befinden, resp. wenn sie mit sauerstoffhaltigen hypertonischen Lösungen behandelt werden, so entwickeln sie sich ganz normal.

2) Die Eier, welche zur Membranbildung angeregt wurden, zeigen aber auch die Tendenz zum Zerfall. Wir haben gehört, daß sie, in gewöhnlichem Seewasser gelassen, einer Cytolyse, also dem Zerfall anheimfallen.

Es unterliegt also keinem Zweifel, daß im Eiinnern gewisse chemische Prozesse begonnen haben, welche die Natur des Eies verändern. Die Tatsache, daß in den hypertonischen Flüssigkeiten, welche die eventuelle weitere Entwicklung regulieren, Sauerstoff vorhanden sein muß, legte den Gedanken an Oxydationsvorgänge nahe. Loeb betrachtet also auf Grund dieser und anderer Tatsachen die Momente, welche die Oxydationsprozesse auslösen als diejenigen, welche auch der primären Entwicklungserregung zugrunde liegen. Diese Faktoren treten sowohl bei künstlicher Membranbildung zutage, als auch bei der Membranerhebung, welche die Befruchtung begleitet.

Den ausgezeichneten Forschungen von O. Warburg (209, 210) verdanken wir die endgültige Bestätigung der Richtigkeit dieser Vermutung. Warburg hat mit der Winklerschen Methode die Sauerstoffabsorption der unbefruchteten und der befruchteten Eier der Echiniden gemessen, selbstverständlich an einer großen Eierzahl. Hierbei wurden von dem Forscher die Eier nicht gezählt, sondern zweckmäßigerweise nach Kjeldahl verascht und hierauf die Sauerstoffwerte auf gleiche Stickstoffmengen bezogen. Die Bestimmungen haben ganz deutliche und sehr wichtige Resultate ergeben. Es zeigte sich z. B., daß unbefruchtete Eier von *Strongylocentrotus*, deren N 28 mg betrug, pro Stunde 0,7, 0,7, 0,6, 0,6 Sauerstoff verbrauchten. Wenn dagegen befruchtete Eier desselben Tieres zu Experimenten genommen wurden, so betrug die Absorption von Sauerstoff bei gleicher Eierquantität pro Stunde 4, 4,2, 4,4, 4,9, 5,3 4,0, 4,8, 5,2 usw., d. h., daß der Sauerstoffverbrauch nach der Befruchtung auf das 6—7-fache steigt. In ähnlicher Weise hat Warburg in seinen weiteren Experimenten die Richtigkeit der Loebschen Hypothese festgestellt, daß durch Hervorrufung der künstlichen Membran eine Steigerung der Oxydationsprozesse veranlaßt werden kann, und gefunden, daß eine gewisse Menge befruchteter Eier 10,5 mg Sauerstoff, ein gleiches Quantum unbefruchteter in derselben Zeit

9,0 mg Sauerstoff absorbierte. Die Oxydation ist also in Eiern mit künstlichen Membranen genau so stark wie in Eiern die in Seewasser befruchtet wurden.

Dieses von O. Warburg gewonnene Resultat ist für die Biologie der Entwicklungserregung von prinzipieller Bedeutung, da dadurch das Wesentliche der Veränderungen in dem künstlich zur Membranbildung angeregten Ei nachgewiesen wurde.

Man könnte aber noch einwenden, daß die Oxydationsvorgänge nicht als wesentlicher Entwicklungs-, sondern als gewöhnlicher Lebensfaktor aufzufassen sind, daß sie sich also mit dem Entwicklungsgeschehen und mit den Gestaltungsphänomenen nicht in direkten kausalen Zusammenhang bringen lassen. Zwecks Entscheidung dieser Frage wurden von J. Loeb und H. Wasteneys (165—167) eine Reihe von Versuchen mit *Arbacia*-Eiern angestellt, um die sogenannten Temperaturkoeffizienten, d. i. die Geschwindigkeit der Oxydation und der Entwicklung zu bestimmen. Es wurde nämlich die Zeit zwischen dem Befruchtungsmoment und dem Auftreten der ersten oder der zweiten Furche bei verschiedenen Temperaturen, sowie auch der Sauerstoffverbrauch bei der Entwicklung der Eier in verschiedenen Temperaturen bestimmt und auf diese Weise der Temperaturkoeffizient der Entwicklung und der Atmung berechnet. Es zeigte sich daraus, daß z. B. für das Temperaturintervall

13—23°	Temp.-Keoffiz. für 10°	für Oxydations-Geschw.	2,45	für Entwickl.-Geschw.	3,3
15—25°	„ „ 10°	„ „	2,24	„ „	2,6
20—30°	„ „ 10°	„ „	1,96	„ „	1,7

usw. betrug. Es folgt also daraus, daß der Temperaturkoeffizient sowohl für die Oxydations-, als auch für die Entwicklungsgeschwindigkeit für die Temperaturlage, in der diese Eier sich normal entwickeln, nahezu der gleiche, nämlich gleich 2 und ein wenig höher ist.

Einen weiteren Beweis des Zusammenhanges zwischen der Entwicklungserregung und Oxydationsvorgängen bilden die Resultate der Beobachtungen, welche Loeb und Wasteneys (168a) über den Einfluß der Alkalien auf unbefruchtete Eier gemacht haben. Aus den Versuchen von Loeb (140) war bekannt, daß man durch Einwirkung von NaOH und KOH die Eier zur künstlichen Parthenogenese anregen kann, und daß in dieser Hinsicht die schwächere Alkalinität wirksamer ist, als die stärkere. Die Erklärung dieser Tatsache liegt in den Diffusionsverhältnissen. Die schwächeren Basen diffundieren nämlich leichter in das Eiinnere. Loeb und Wasteneys (168a) haben neuerdings festgestellt, daß die schwächeren Basen auch das Oxydationstempo beschleunigen.

Diese Resultate bestätigen also die Loebsche Vermutung, daß die Entwicklungserregung mit dem Anstoß zur Oxydation in innigster Verbindung steht.

Eine andere von R. S. Lillie (117—122) aufgeworfene Frage ist die, auf welche Weise die Oxydation in den Eiern durch Membranerzeugung veranlaßt wird. Der genannte Autor hat festgestellt, daß künstliche Membranerzeugung durch Behandlung der Eier mit verschiedenen neutralen Salzen veranlaßt werden kann. Nach ihrem Wirkungsgrade lassen sich die Salze in eine Reihe zusammenstellen. Lillie stellte seine

Experimente an *Arbacia*-Eiern an, da sich diese bekanntlich durch ihren Gehalt an tief rotem Pigment auszeichnen, welches unter dem Einfluß neutraler Salze aus den Eiern heraustritt. R. S. LILLIE hat nun gefunden, daß sich in dieser Hinsicht die Wirksamkeit der Salze auch verschieden zeigt und daß die Reihe, welche daraus gebaut werden kann, vollständig der Reihe der Wirksamkeit derselben Salze auf die Membranbildung entspricht. Der Pigmentverlust ist durch die Erhöhung der Permeabilität der äußeren Eischicht bedingt. Man kann also daraus den Schluß ableiten, daß die Membranerzeugung resp. die Initiative zu der Furchung sich ebenfalls auf Steigerung der Permeabilität der äußeren Eischichten zurückführen lasse. Dieser Schluß stände also mit den J. LOEBschen Forschungsresultaten über die Erhöhung der Oxydationsvorgänge im Einklang. Man weiß nämlich, daß zwischen den Oxydationsprozessen der lebendigen Substanz und den Permeabilitätsverhältnissen oft ein Zusammenhang besteht.

Um seine Vermutung besser zu begründen, stellte R. S. LILLIE eine Serie Versuche an und prüfte die antagonistische Wirkung der Salze. Sein Gedankengang war hier folgender: Besteht das Wesen der Wirksamkeit der neutralen Salze auf die Entwicklungserregung in der Erhöhung der Permeabilität der äußeren Eischicht, so muß der Einfluß dieser Faktoren durch antagonistisch wirkende Salze herabgesetzt werden. Aus den Arbeiten von J. LOEB und seiner Schüler ist bekannt, daß z. B. Ca-Salze den Na-Salzen entgegenwirken. Nun behandelte R. S. LILLIE in einer Versuchsserie Eier von *Arbacia* 5 Minuten lang mit isotonischen Lösungen von Na- und K-Salzen und brachte sie sodann wieder in gewöhnliches Seewasser zurück. Die Folge dieser Prozedur war Pigmentverlust und Anregung zu der Membranbildung und den ersten Phasen der künstlichen Parthenogenese. Dagegen war in einer anderen Experimentenserie von LILLIE das Ergebnis ein völlig negatives, wenn zu den Lösungen der oben genannten Salze etwas $CaCl_2$ hinzugesetzt wurde: es ließen sich in diesem Falle weder Veränderungen im Pigmentgehalt, noch Erscheinungen der Entwicklungserregung konstatieren.

Aus diesen Versuchsresultaten ist ersichtlich, daß R. S. LILLIES Vermutung bestätigt worden ist. Diese Tatsache steht selbstverständlich in keinem Gegensatz zu den J. LOEBschen Entdeckungen, bildet hierzu vielmehr eine Ergänzung. Während J. LOEB gezeigt hat, daß die Membranerzeugung, mag sie künstlich oder durch Befruchtung hervorgerufen werden, eine Steigerung der im Ei stattfindenden Oxydationsprozesse bewirkt, erklärt LILLIE diese Oxydationssteigerung durch größere Permeabilität der äußersten Eischicht.

Die Interpretation von LILLIE wurde nicht ohne weiteres von J. LOEB angenommen, da nach ihm eine Schwierigkeit sich bei der Annahme dieser Hypothese aufdrängt, nämlich, „daß Sauerstoffmangel und NaCN auch die Giftwirkung von solchen Stoffen auf das Ei aufhebt, welche wie Alkohol ohnehin leicht in das Ei diffundieren“ (160, p. 253). Ferner glaubt er (151a, p. 1—2) aus verschiedenen Beobachtungen schließen zu können, daß sich vor und nach der Befruchtung die Permeabilität nicht verändert, und zwar bei Einwirkung von Salzen und Alkalien wie auch von Säuren. Nach ihm wird die Membranbildung nicht durch die Veränderung der Permeabilität und hierdurch bedingte Steigerung der Oxydation veranlaßt, sondern diese oxydativen

Prozesse werden dadurch ausgelöst, daß bei der oberflächlichen Verflüssigung, Cytolyse, gewisse Substanzen von der Eioberfläche in das Eiinnere dringen und die chemischen Prozesse im Ei beschleunigen.

Nach Loebs Ansicht enthält das befruchtete Ei alle zur Einleitung des Entwicklungsprozesses nötigen Stoffe, aber einer oder mehrere dieser Stoffe liegen (gewissermaßen in einer Kante) an der Oberfläche des Eies. Erst wenn diese Rindenschicht verflüssigt oder sonstwie durchbrochen wird, können diese Rindenstoffe in das Innere des Eies diffundieren und hier die Entwicklung anregen.

Die beiden Anschauungen, von denen jede etwas für sich hat, müssen noch weiter geprüft werden. Allerdings ist bisher absolut sicher, daß in der ersten Phase der Anregung zur Entwicklung die Oxydationsprozesse energisch eingeleitet werden.

Die Faktoren aber, welche die Oxydation der Eier einleiten, gleichzeitig die Entwicklungserregung auslösen und vielleicht noch mit den Permeabilitätsveränderungen im Zusammenhang stehen, sind jedoch, wie oben (p. 822) erwähnt wurde, mit den cytolytischen Vorgängen aufs innigste verwandt. Infolgedessen muß die künstliche Membranerzeugung gleichzeitig auch im Ei eine Tendenz zum automatischen Zerfall, zur Cytolyse, hinterlassen. Das Ei befindet sich also in einem für die Weiterentwicklung ungünstigen Zustand, welcher erst durch besondere Behandlung beseitigt werden kann. Diese Prozedur beruht, wie wir aus dem methodischen Teil wissen, entweder auf Exposition des Eies in einem sauerstofffreien Medium für 2—3 Stunden oder auf Behandlung des Eies mit hypertonischen, sauerstoffhaltigen Lösungen. Es taucht hier also für die Analyse der Entwicklungserregung die prinzipiell wichtige Frage auf, was eigentlich in diesem zweiten Befruchtungsakt geschieht, welche Veränderungen im Ei eintreten müssen, damit dieser schädliche Zustand, in welchen das Ei bei der Membranerzeugung versetzt wurde, beseitigt werde.

In seinen früheren Arbeiten hat J. Loeb darauf hingewiesen, daß die im Ei angeregten Oxydationsvorgänge nicht in richtigen Bahnen verlaufen, daß sie absolut rektifiziert werden müssen, ein Vorgang, der die Transformation des Protoplasmas zur Kernsubstanz zur Folge hat.

Diese Angabe von J. Loeb erklärt indessen noch nicht, warum die Eier an Cytolyse sterben, wenn die Oxydationsprozesse nicht modifiziert werden. Erst in letzterer Zeit ist es J. Loeb (151) gelungen, nachzuweisen, daß bei Sauerstoffentziehung zahlreiche ungünstige Bedingungen vom Ei besser ertragen werden, als wenn der Sauerstoff freien Zutritt hat.

Zu den Experimenten, die zu den vorstehenden Resultaten führten, wurde Loeb durch folgende Beobachtung veranlaßt. Er hatte nämlich bereits früher gefunden, daß die Eier von *Strongylocentrotus* durch gewisse Salzlösung getötet werden können, vorausgesetzt, daß diese Lösungen schwach alkalisch wirken und die Eier der Wirkung des Sauerstoffes ausgesetzt sind. Werden die Lösungen neutral oder sauer, resp. wird das Ei in sauerstofffreie Atmosphäre gebracht, oder wird der Verbrauch des Sauerstoffes durch Zusatz von KCN gehemmt, so wirken dieselben Salze nicht mehr giftig, oder es ist der Giftigkeitsgrad abgeschwächt.

J. LOEB (151) stellte ferner noch fest, daß die giftige Wirkung der Narkotika und Hydroxylionen auf das befruchtete Seeigelei durch Unterdrückung der Oxydationen aufgehoben werden könne. Auch Zuckerlösungen wirken bei Sauerstoffzutritt giftiger als bei Oxydationsunterdrückung.

Diese Tatsachen können bei der Interpretation der entwicklungserregenden Faktoren herangezogen werden. Es ist ohne weiteres klar, daß die toxischen Oxydationsprodukte, wenn solche bei der Anregung zur Entwicklung, resp. zum intensiveren Sauerstoffverbrauch (vgl. p. 818) ausgeschieden werden, bei Hemmung des Sauerstoffzutritts schwächer wirken müssen. Wir haben gehört, daß Exposition des Eies in sauerstofffreiem Medium für die Dauer von einigen Stunden das Ei vor dem Zerfall retten kann. Gleichen Erfolg erzielt man durch Behandlung des Eies mit KCN-haltigem Seewasser, welches bekanntlich die Oxydation unterdrückt. In diesem Fall vermag das Ei diesen schädlichen Zustand, in welchen es durch künstliche Membranerzeugung versetzt wurde, zu überdauern, sich inzwischen von den toxischen Ausscheidungsprodukten der in ihm stattfindenden chemischen Prozesse zu befreien und sich sodann normal zu entwickeln.

Wir haben oben gesehen, daß sich Eier vor dem ihnen nach der Membranerzeugung drohenden Zerfall auch durch Behandlung mit hypertonischen Lösungen retten lassen. Dies wird jedoch nur bei Verwendung einer entsprechenden Konzentration der Lösung, richtiger Expositionszeit und passender Temperatur, und wenn die Lösung sauerstoffhaltig ist, erreicht. Welchen Einfluß kann diese Prozedur auf die Eier ausüben? Durch hypertonische Lösungen wird das Wasser den Eiern teilweise entzogen, und diese Veränderung kann die chemischen Reaktionen im Ei regulieren. J. LOEB (149 p. 90) war früher der Meinung, daß es sich hier offenbar um Regulierung der Oxydationsvorgänge handelt, was schon daraus hervorzugehen scheint, daß die Lösungen sauerstoffhaltig sein müssen.

Ich muß gestehen, daß mir diese Interpretation des Einflusses der hypertonischen Lösungen nicht befriedigend erscheint. Die Erklärung, wie die Exposition der Eier im sauerstofffreien Medium, resp. im KCN-haltigen Seewasser wirkt, scheint ganz plausibel zu sein, sollten jedoch die hypertonischen Lösungen wirklich die Oxydationsvorgänge regulieren, so sollte der Sauerstoffverbrauch in Eiern, die künstlich nur zur Membranbildung angeregt wurden, ein anderer sein als in denjenigen, die nach der Membranerzeugung zur normalen Entwicklung angeregt worden sind. Als solche müssen wir entweder die Eier mit Membran nach der Behandlung mit hypertonischer Lösung oder die befruchteten Eier betrachten. Dieser Unterschied tritt uns jedoch in WARBURGS Angaben (210, p. 323) über die Sauerstoffabsorption bei befruchteten Eiern und bei Elementen, welche zur künstlichen Membranbildung angeregt wurden (ohne Behandlung mit hypertonischer Lösung!), nicht entgegen, denn erstere verbrauchten 10,5, letztere 9,0 Teile. „Die Oxydationen der Eier mit künstlichen Membranen sind fast von derselben Größe, wie die befruchteter Eier in Seewasser“ (WARBURG, 210, p. 323). Ich glaube also, daß die Wirkung der hypertonischen Lösung den Oxydationstypus quantitativ nicht verändert. Es wird sich wohl vielleicht um den Einfluß der Wasserentziehung auf die sich im Ei abspielenden Spaltungs-

prozesse handeln, allerdings um qualitative Regulierung der chemischen, im Ei verlaufenden Reaktionen.

In der neuesten Arbeit, welche Loeb und Wasteneys (168b) soeben veröffentlicht haben, berichten sie über Versuche, welche von ihnen über den Einfluß der hypertonischen Lösungen auf das Tempo der Oxydationsvorgänge befruchteter und unbefruchteter Eier ausgeführt wurden. Wie nach den oben besprochenen Warburgschen Studien zu erwarten war, hat sich aus diesen Untersuchungen ergeben, daß bei unbefruchteten Eiern, an denen die Membranbildung künstlich veranlaßt wurde, sich durch Einwirkung von hypertonischen Lösungen das Oxydationstempo nicht verändert. Loeb und Wasteneys (168b) glauben, daß der die Entwicklung rektifizierende Einfluß der hypertonischen Lösungen entweder auf der Destruktion der schädlichen Substanzen beruht, welche nach der Membranbildung im Ei entstanden sind, oder daß dadurch eine Ergänzung des Eies mit einer Substanz, die ihm noch fehlt und zur normalen Entwicklung nötig ist, bewerkstelligt wird.

R. S. Lillie ist auf grund seiner bereits eben besprochenen Versuche zu dem Ergebnis gelangt, daß bei der Membranerzeugung die Permeabilität erhöht, dagegen bei der nachfolgenden Behandlung mit hypertonischen Lösungen wieder herabgesetzt wird. R. S. Lillies Hypothese über den Einfluß der hypertonischen Lösungen kann jedoch nur in dem Falle aufrecht erhalten werden, wenn es sich bestätigen sollte, daß in dem ersten Akte der Entwicklungserregung die Steigerung der Permeabilität stattgefunden hat, wogegen J. Loeb gewisse Bedenken erhob. Ich glaube jedoch, daß in bezug auf Permeabilitätsveränderungen noch weitere Forschungen sehr erwünscht wären.

Obschon wir also nach meiner Beurteilung darüber noch nicht vollständig im klaren sind, auf welche Weise die hypertonischen, sauerstoffhaltigen Lösungen den schädlichen Zustand, welcher im Ei nach der Membranbildung zurückgeblieben ist, beseitigen, so unterliegt es keinem Zweifel, daß nach dieser Behandlung, resp. nach der Exposition in sauerstofffreiem Medium die chemischen Reaktionen in normalen Bahnen zu verlaufen beginnen. Als Ausdruck dieser normalen Verhältnisse ist die Transformation des Protoplasmas in Kernsubstanz des Keimes zu betrachten.

Hiermit kommen wir auf eine äußerst wichtige Erscheinung, welche wenigstens den ersten Entwicklungsphasen zugrunde liegt. Die direkte Beobachtung des Entwicklungsprozesses belehrt uns, daß die Kernsubstanz in den Furchungsstadien, im ganzen Keim berechnet, schnell an Menge zunimmt. Die Arbeiten von Gerassimow an pflanzlichen Zellen, von R. Hertwig [1]) und T. Boveri [1]) an tierischen Zellenelementen haben die Wichtigkeit des Massenverhältnisses zwischen Kern und Protoplasma nachgewiesen. Die Zunahme der Kernsubstanz muß als das wesentlichste Moment in den Entwicklungsprozessen betrachtet werden. Früher erblickte man das Wesen der Entwicklung in der Zellteilung, die neueren Untersuchungen (von Normann, 181; Loeb, 123; Lillie, 111, Morgan, Kostanecki, von mir und anderen) haben jedoch gezeigt, daß die ersten Entwicklungsphasen auch ohne

1) Diesbezügliche Literatur wurde bereits früher (vergl. p. 515 u. ff.) zusammengestellt.

Plasmateilung verlaufen können. Es ist ferner bewiesen, daß in manchen Fällen sogar Differenzierungserscheinungen ohne Absonderung der Plasmaterritorien sich feststellen lassen, und so ist die Bildung der Kernsubstanz, nicht die Teilung des Protoplasmas, als jene Erscheinung zu betrachten, welche als Kriterium des Entwicklungsstadiums angesehen werden kann.

Bis vor kurzem faßte man den Fortschritt in der Kernsubstanzproduktion nicht ganz richtig auf. Man glaubte nämlich, daß sich ihre Menge von einem Stadium zum anderen verdoppelt, und diese Anschauung wird von Boveri (27), sowie auch von Loeb (155) in seinem letzten Buch vertreten. Indessen bedarf diese Behauptung einer Berichtigung, und neue Angaben über diesen Punkt bringen die Arbeiten von Godlewski (61), Erdmann (49a), Köhler (87) und Conklin (37). Godlewski (61) hat auf Grund seiner Untersuchungen über die Echinidenkeime den Prozeß der Transformation des Protoplasmas in Kernsubstanz bestimmt und auch die Produktion der chromatischen Substanz dabei berücksichtigt. Diese Untersuchungen ergaben: Der ganze Furchungsprozeß zerfällt in zwei Hauptphasen. In der ersten Furchungsphase, welche sich bei den Echiniden bis zum 64-Zellenstadium erstreckt, wird Kernsubstanz produziert, und ihre Quantität wächst von Stadium zu Stadium in geometrischer Progression mit Ausnahme der letzten Zellgeneration (64 Zellen), in welcher dieser Zuwachs schon schwächer ist. In dieser Periode wird fast die ganze im Blastulastadium vorhandene Menge der Kernmasse bereits ausgebildet. Die zweite Periode umfaßt die Furchungsstadien nach dem 64-Zellenstadium bis zur Ausbildung der Blastula. Während der Kernteilung dieser zweiten Furchungsperiode wird die in der ersten Phase ausgebildete Kernsubstanz als Ganzes auf eine sukzessiv von Stadium zu Stadium anwachsende Zahl von Kernen verteilt, wobei sich die Kernsubstanz an Chromatin bereichert. Diese Regel, daß in der ersten Phase der Furchung die absolute Chromatinmenge des Keimes zunimmt, erscheint richtig auch wenn man die von Erdmann [1]) festgestellte Tatsache der Abnahme des Volumens der Chromosomen in den aufeinanderfolgenden Furchungsstadien annimmt. Es ist ohne weiteres klar, daß bei diesem Prozeß der Chromatinzunahme das Material dazu aus dem Protoplasma geschöpft wird. Die nahe Beziehung, welche sich zwischen den Chromosomen und dem Protoplasma während der Karyokinese nach der Auflösung der Kernmembran gestaltet, bildet eine günstige Gelegenheit dazu, daß manche Plasmabestandteile von Chromosomen eingenommen werden.

1) Diese letzte These, daß durch Verteilung der Kernsubstanz auf mehrere Kerne sich diese Kernsubstanz an Chromatin bereichert, wurde unter der Voraussetzung gemacht, daß die Größe einzelner Chromosomen sich im Laufe der Entwicklung nicht verändert. Fast gleichzeitig mit der Arbeit von Godlewski ist die Arbeit von Erdmann erschienen, in welcher die Verfasserin die Behauptung aufstellt, daß das Volumen einzelner Chromosomen während der Entwicklung abnimmt. Trotzdem ist Godlewski nach den auf Grund der von R. Erdmann (49a) mitgeteilten Angaben durchgeführten Berechnungen zu der Ueberzeugung gelangt, daß er seine Behauptung vollauf aufrecht erhalten kann. Die Abnahme der Chromosomengröße ist lange nicht so beträchtlich, daß die oben ausgesprochene Regel dadurch eine Beeinträchtigung erfahren könnte. Die neueren Forschungen von Baltzer (3) ergaben ebenfalls, daß die Chromosomenverkleinerung nicht so bedeutend ist.

Die Veränderungen der Kernplasmarelation während der Furchung der Echiniden wurde vor kurzem von O. Köhler (87) noch einmal gründlich untersucht, wobei der Autor auch den Einfluß der Temperatur [1]) auf das quantitative Verhältnis zwischen Kern und Protoplasma studierte. Köhler hat ebenfalls wie Godlewski gefunden, daß in Anbetracht dessen, daß im Laufe der Furchung zwar das Kernvolumen abnimmt, doch stets der Tochterkern größer ist, als die Hälfte des Mutterkerns, die Gesamtsumme der Kernvolumina (ΣK) infolgedessen in der ersten Furchungsperiode steigen muß. Dieses Steigen der absoluten Menge der Kernsubstanz dauert nach Köhler länger, als Godlewski angibt, also über das 64-Zellenstadium hinaus. Sodann konnte ein Absinken der Kernplasmarelation konstatiert werden.

Aus den hier besprochenen, an Echinidenmaterial ausgeführten Arbeiten [2]), wie auch aus den Forschungen, bei denen die Kernplasmarelation während der Entwicklung an anderen Tiertypen studiert wurde, wie z. B. aus der ausgezeichneten neuen Arbeit von Conklin (37) an *Crepidula* [3]) geht ohne weiteres hervor, daß während der ersten Entwicklungsphasen eine sehr intensive Zunahme des Kern-

1) Auf den Einfluß der äußeren Agenzien auf die Kernplasmarelation bei dem Entwicklungsprozeß können wir hier nicht näher eingehen. Ich möchte bloß anhangsweise bemerken, daß dieses Problem von Marcus (169), Godlewski (61) und neuerdings von Köhler (87) untersucht wurde. Schon Marcus ist auf Grund seiner Studien zu dem Schluß gekommen, daß sich die Kernplasmarelation durch die Temperatur beeinflussen läßt, und zwar in der Kälte zuungunsten, in der Wärme zugunsten des Plasmas. Marcus hat auf die Analogie zu den Ergebnissen der diesbezüglichen Forschungen Hertwigs an Protozoen hingewiesen. Die Zahl und Größe der Zellen eines bestimmten Stadiums können durch verschiedene Temperatur so beeinflußt werden, „daß von einer fixierten Zellgröße nicht die Rede sein kann".

Godlewski hat die Entdeckung von Marcus bestätigt und dahin erweitert, daß nicht nur die erhöhte Temperatur, sondern auch die größere Konzentration der Salze und der erhöhte Alkalinitätsgrad des umgebenden Mediums die Kernplasmarelation verändern.

Nach O. Köhlers Forschungen verändert die Temperatur, wenn wir gleiche morphologische Stadien vergleichen, die Intensität der Zunahme und Abnahme der Volumina, die Zahl der Teilungsschritte sowie die Entwicklungszeiten. Die Volumina (der Kerne und der Plasmaleiber) müssen direkt von zwei oder drei Faktoren abhängen: 1) von der Ausgangsgröße, d. h. vom Volumen des reifen Eies, sowie des Furchungskerns, 2) von der Anzahl der Teilungen, 3) vielleicht von der Tempetur, welche nach Köhlers Befunden nur indirekt die Volumina beeinflußt.

Berücksichtigt man die Anzahl der abgelaufenen Zellgenerationen, so ist nach gleich viel Zellteilungen ein Kältekern größer als ein Wärmekern, die beiden zugehörigen Plasmen unterscheiden sich nicht der Größe nach.

Ich verweise hier auch auf das Original der interessanten Arbeit von Köhler, da der Verfasser dort auch das Verhältnis zwischen den Befunden hinsichtlich der Kernplasmarelation bei Zellteilungen der Metazoen und den betreffenden Tatsachen bei Protozoen (vgl. auch p. 472 u. ff. dieses Buches) bespricht.

2) Ich kann hier unmöglich die Literatur über Kernplasmarelation ausführlich besprechen; ich verweise in dieser Hinsicht auf das neue gründlich und gewissenhaft bearbeitete Sammelreferat von Rhoda Erdmann (51), welche auch die experimentelle Seite des Problems eingehend und kritisch behandelt.

3) Die Arbeit von Conklin (37) bezieht sich nicht auf die Echiniden, sie enthält aber sehr wichtige Angaben, welche auch das Problem der Kernplasmarelation in etwas anderem Lichte erscheinen lassen. Die Kerngröße soll nach Conklin von drei Hauptfaktoren abhängen: 1) von der ursprünglichen Quantität des Chromatins, 2) vom Plasmavolumen und 3) der Dauer der Ruheperiode des Kernes.

Conklin (37) stimmt auch mit R. Hertwig und Boveri nicht überein, daß die Initiative zu der Zellteilung von der Kernplasmaspannung abhängt; er führt sie auf „die Koinzidenz zwischen dem zentrosomalen, chromosomalen und cytoplasmatischen Rhythmus" zurück. Bezüglich anderer wichtiger Angaben muß auf das sehr lesenswerte Original hingewiesen werden.

apparates stattfindet, welche im 70-Zellenstadium ihr Maximum erreicht. Es ist sehr interessant, daß dieses Gesamtvolumen des Kernapparates der Größe des Keimbläschens des unreifen Eies entspricht. Diese Zunahme beruht zweifellos auf der Transformation des Protoplasmas in Kernsubstanz. Der ganze Prozeß der Transformation des Protoplasmas in Kernsubstanz findet nur bei Sauerstoffzutritt statt. Bekanntlich hört die Furchung nach Abschluß des Sauerstoffzutrittes auf resp. verläuft nicht regelmäßig. Die Oxydationsvorgänge bilden demnach die Grundreaktion bei dem Zuwachs der Kernsubstanz.

ε) Entwicklungserregung beim Befruchtungsprozeß (Hypothese von J. Loeb mit Berücksichtigung neuester Forschungsergebnisse anderer Autoren).

Durch das Studium der künstlichen Entwicklungserregung gewinnt man den Boden zu der Analyse des durch den Befruchtungsprozeß erfolgenden Entwicklungsreizes. Das Spermatozoon, welches, wie wir gesehen haben, bei der Befruchtung in das Ei eindringt, regt den Entwicklungsvorgang des weiblichen Geschlechtselementes nach der Loebschen Auffassung durch zwei verschiedene Eingriffe oder Stoffe an: der erste Eingriff beruht darauf, daß der im Spermatozoon enthaltene Stoff das Ei zur Membranerzeugung veranlaßt; dadurch werden schon die Oxydationsprozesse im Ei angeregt, es wird jedoch gleichzeitig ein abnormer Bedingungskomplex im Ei geschaffen, welcher erst durch den zweiten Eingriff resp. durch den zweiten im Spermatozoon enthaltenen und mit ihm ins Ei eingedrungenen Stoff beseitigt werden kann.

Durch diese beiden mit dem Samenfaden in das Ei eingeführten Stoffe wird das Ei aus den anaeroben in den aeroben Zustand zurückversetzt, wodurch erst der Entwicklungsprozeß eingeleitet wird.

Nun fragt man, welche Beweise sich auf Grund der bisherigen Forschungsergebnisse zugunsten der Anschauung anführen lassen, daß der Befruchtungsprozeß tatsächlich in diesen zwei verschiedenen Phasen verläuft.

Sowohl in den Untersuchungen über sogenannte heterogene Befruchtung als auch in den neuen Untersuchungsresultaten von Robertson (187—190) finden wir dafür zahlreiche Anhaltspunkte.

1) Als heterogene Befruchtung wird der Kreuzungsprozeß zwischen zwei sehr weit entfernten Formen, also z. B. zwischen zwei Tierklassen, aufgefaßt. Wir werden später noch ausführlicher darauf eingehen; hier genügen nur einige diesem Forschungsgebiet entnommene Tatsachen. Die ersten Entdeckungen stammen von J. Loeb, welcher die Kreuzung zwischen Echiniden und Asteriden versuchte. Wenn Echinideneier mit *Asterias*-Sperma besamt werden, bilden sie eine Befruchtungsmembran, und sodann beginnt eventuell der Furchungsprozeß. Auf J. Loebs Veranlassung stellte Elder ähnliche Versuche mit Eiern von *Strongylocentrotus purpuratus* an und fand, wenn er die mit Seesternsamen befruchteten Eier cytologisch untersuchte, daß nur ein kleiner Prozentsatz auch einen Spermakern, der übrige Teil dagegen nur den weiblichen Vorkern enthielt, und daß nur letzterer sich weiterentwickelte.

J. Loeb (149) deutet diese Beobachtung folgendermaßen: „Bei der Entwicklungserregung durch das Spermatozoon treten mindestens zwei Stoffe in Wirksamkeit, der eine wirkt wie die Fettsäure und regt nur die Membranbildung an. Dieser Stoff ist offenbar nur an der Oberfläche oder an der Spitze des Kopfes des Spermatozoons gelegen, da das letztere nicht tief in das Ei einzudringen braucht, um die Membranbildung hervorzurufen. Ferner trägt das Spermatozoon einen zweiten Stoff ins Ei, der es in den Stand setzt, die kräftigen Oxydationen zu ertragen, welche durch die Membranbildung angeregt sind. Dieser Stoff muß im Inneren des Spermatozoons liegen oder kann jedenfalls nur dann dem Ei zugänglich werden, wenn das letztere völlig in das Ei eindringt“.

Dieser zweite Stoff, der im Spermatozoon ebenfalls enthalten sein soll, spielt bei der Befruchtung die nämliche Rolle, wie z. B. bei der künstlichen Parthenogenese die hypertonische Lösung.

Sehr deutlich trat die Sonderung dieser zwei Befruchtungsphasen in den Versuchen zutage, welche von Kupelwieser (106) bei der Kreuzung der Echiniden mit der Molluske *Mytilus*, in den Versuchen von Tennent (203) bei der Bastardierung der Echiniden mit Holothurien ausgeführt wurden, und in den neuen Experimenten von Godlewski (69) bei der Kreuzung der Echiniden mit der Annelide *Chaetopterus*. In allen diesen Versuchen entstand unter dem Einfluß des fremdklassigen Spermas die Befruchtungsmembran, die Entwicklung setzte aber oft nicht ein, wenn die Eier nicht gleichzeitig mit hypertonischen Lösungen behandelt wurden (Kupelwieser, Tennent, Godlewski). In den Experimenten von Godlewski fand sogar die Karyogamie statt, die Eier gingen aber stets an Cytolyse zugrunde. Behandlung der Eier mit hypertonischen Lösungen hatte normale Entwicklung zur Folge.

Mir erscheint für diese Erscheinung folgende Erklärung am wahrscheinlichsten: Die Spermatozoen fremder Tierklassen enthalten den zur Membranerzeugung nötigen Stoff, welcher für verschiedene Tierklassen von gleicher Beschaffenheit sein kann, d. i. das sogenannte Oocytin (Robertson). Der andere Stoff dagegen, welcher die Regulation der Entwicklung bewirkt, muß bedeutend spezifischer sein. Infolge seiner Beschaffenheit eignet sich das im *Chaetopterus*-Sperma enthaltene Oocytin dazu, auf jedem Echinidenei die Dottermembran hervorzurufen; unfähig erweist sich aber hierzu der andere im *Chaetopterus*-Sperma befindliche Stoff, dessen Aufgabe es ist, das Ei von *Chaetopterus* in den Stand zu setzen, die kräftigen, durch die Membranbildung angeregten Oxydationen zu ertragen. Das kann entweder von der Eiverschiedenheit abhängen, oder von der Qualität dieses im Sperma enthaltenen Stoffes. Doch gehen wir darauf hier nicht näher ein, es möge die Bemerkung genügen, daß der Entwicklungsreiz auch bei der Befruchtung aus zwei verschiedenen Eingriffen zusammengesetzt ist.

2) Sehr wichtige Beweise wurden in dieser Hinsicht von B. Robertson (188, 189) erbracht, dem es — wie wir bereits wissen — gelungen ist, aus dem Blutserum eine Substanz zu isolieren, welche er Oocytin nannte, und welcher das Blutserum die Eigenschaft verdankt, an Echinideneiern die Befruchtungsmembran hervorzurufen.

Im weiteren Verfolg seiner Untersuchungen isolierte er auch aus dem Sperma die membranerzeugende Substanz.

Schon früher waren zahlreiche Versuche gemacht worden, die Befruchtungssubstanz aus dem Sperma zu gewinnen. Zuerst hat Winkler (215) den Extrakt von Spermatozoen von *Sphaerechinus* und *Arbacia* präpariert, indem er das Sperma mit destilliertem Wasser behandelte, sodann mehrmals filtrierte und die Konzentration durch Zusatz von eingedampftem Seewasser wieder regulierte. Die Befruchtungsmembran trat hier aber nicht auf, sondern es konnten nur die ersten Furchungsstadien konstatiert werden. Jedoch sind diese Versuchsresultate nicht vollständig einwandfrei, da man nicht ganz sicher sein kann, ob die Furchung nicht etwa durch Konzentrationsveränderung des Seewassers veranlaßt wurde (vgl. J. Loeb, 149, p. 194).

Kupelwieser (106) tötete das Sperma von *Mytilus*, *Chiton*, *Asterias*, *Strongylocentrotus* durch Erhitzen auf 70—100^{0} und filtrierte es sodann. Mit diesem Filtrat gelang es ihm, die Dottermembran an den Eiern der Echiniden hervorzurufen, allerdings nur bei jedem fünften Weibchen.

J. Loeb (149, p. 196), in dessen Laboratorium diese Arbeit ausgeführt wurde, vermutet, „daß die Membranbildung in den Versuchen Kupelwiesers mit artfremdem Sperma durch das dem Samen beigemischte Serum bedingt war". Die Wiederholung dieser Experimente von Kupelwieser ist Loeb nicht gelungen.

In seinen Versuchen schlug T. B. Robertson (187, 190) einen anderen Weg ein: Er ging von der Beobachtung aus, daß die größten Schwierigkeiten bei der Erhaltung der entwicklungserregenden Substanz durch das Seewasser verursacht werden. Sogar in starker Verdünnung verhindert das Seewasser die Extraktion aus dem Sperma der membranbildenden Substanz. Das Prinzip der Robertsonschen Methode[1]) bestand im genauen Auswaschen der Spermatozoen in destilliertem Wasser, in der Präzipitation der membranerzeugenden Substanz durch $BaCl_2$, der Lösung derselben in HCl[2]) und Repräzipitation durch Azeton. Diese Substanz hat die Eigenschaft, die Membran an den Echinideneiern hervorzurufen, dieselben zu agglutinieren, resp. die Cytolyse der Eier zu veranlassen. Robertson betrachtet diese Substanz als identisch mit Oocytin.

Ich muß hier wieder bemerken, daß die Robertsonsche Bezeichnung dieses Stoffes als „fertilizing agent" nicht richtig ist. In keinem Fall gelang es Robertson, die Entwicklung der Eier durch Behandlung mit diesem Stoff auszulösen, sondern im besten Fall nur die Bildung der Membran an den Eiern hervorzurufen. Aber gerade dieser Umstand bildet für mich den Beweis, daß noch ein anderer, zur normalen Entwicklung unumgänglich nötiger Stoff in den Spermatozoen enthalten sein muß. Dieser Stoff, welcher also gewiß nicht Oocytin ist, wird die angeregten Oxydationen regulieren und bildet ein wesentliches Moment des Befruchtungsprozesses. Wie bei der künstlichen Parthenogenese die hypertonischen Lösungen, so wird dieser Stoff einen solchen Einfluß auf das in Entwicklung begriffene Ei aus-

---

1) Robertson scheint die Arbeit von Winkler nicht gekannt zu haben.

2) Ein Teil der durch $BaCl_2$ präzipitierten Substanz hat sich nicht in HCl, sondern in KOH gelöst; diese Substanz blieb jedoch den Eiern gegenüber wirkungslos.

üben, daß die inneren chemischen Reaktionen die Transformation des Protoplasmas in Kernsubstanz und Zuwachs des organisierten Kernapparates zur Folge haben.

J. Loeb (147) war nun der Ansicht, daß die Oxydationsprozesse, welche sich gleich nach der Befruchtung im Ei abspielen, die Synthese des im Protoplasma enthaltenen Materials zu Nukleinsäure der Kerne bewirken.

In dieser Hinsicht bedarf jedoch die Loebsche Hypothese einer gewissen Modifikation in Anbetracht der neuerdings veröffentlichten äußerst wichtigen Studien von E. Masing (170). Dieser Autor suchte nämlich auf chemischem Wege den Prozeß der Umarbeitung des Protoplasmas in Kernsubstanz zu ermitteln. Da der chemisch am besten charakterisierte Kernbestandteil die Nukleinsäure ist, und Loeb in seiner Hypothese die Synthese der Nukleinsäure postulierte, so erschien es angezeigt, zu ermitteln, woher die Nukleinsäure der neugebildeten Kernsubstanz kommt. Ist die Annahme richtig, daß das Nuklein durch Synthese aus dem plasmatischen Material erst während der Furchung entsteht, so muß das abgefurchte Ei mehr Nukleinsäure enthalten als das ungefurchte. „Aus der dann zu erwartenden Abnahme anderer Substanzen — es kommen in erster Linie phosphorhaltige in Betracht — müssen sich auch Hinweise auf die Herkunft der Nukleinsäure ergeben."

Masing (170) stellte seine Untersuchungen an Eiern und Keimen von *Arbacia pustulosa* an. Die Bestimmungen des Nukleinphosphors und der Purinbasen wurden von dem Autor bei den unbefruchteten, ferner bei befruchteten aber ungefurchten Keimen *Arbacias*, sowie endlich auch bei solchen, die sich bereits 9 Stunden entwickelten und auf spätem Morulastadium befanden, vorgenommen. Das Hauptresultat war folgendes: die unbefruchteten Eier enthielten pro 0,1 g N 3,6 mg Nuklein-P, befruchtete ungefurchte 4,1 und 4,1 mg, gefurchte annähernd im 500—1000-Zellenstadium stehende 3,9, 3,7, 4,1 mg Nuklein-P; ferner sowohl ungefurchte als gefurchte pro 0,1 g N 4,6 mg Purin-N.

Daraus zieht Masing folgende Schlüsse:

1) Das ungefurchte Ei des Seeigels enthält eine relativ bedeutende Menge Nukleinsäure, und sie ist aller Wahrscheinlichkeit nach im Protoplasma enthalten.

2) Die so kolossale Vermehrung der Kernmasse, wie sie bei der Furchung stattfindet, hat keine wahrnehmbare Zunahme des Nukleingehaltes im Keime zur Folge.

In Anbetracht dieser äußerst wichtigen Befunde läßt sich die Auffassung der Transformation der Plasmasubstanz im Kernapparat als Synthese der Nukleinsäure (J. Loeb) wenigstens in den ersten Entwicklungsstadien nicht aufrecht erhalten. Wir müssen vielmehr annehmen, daß der ganze zum Aufbau des gesamten Kernapparates des Keimes nötige Vorrat an Nukleinsäure bereits im Ooplasma präformiert war[1].

1) Diese Tatsache hat auch für die Entwicklungsmechanik große Bedeutung, da man darauf auch die Regulation der Sistierung des Furchungsprozesses zurückführen kann. Schon Godlewski (61) ist auf Grund seiner Messungen der Kernvolumina und der Zelleiber während der Entwicklung zu dem Schluß gekommen, daß für den Aufbau des Kernapparates des Keimes die Materialsubstanzen im Protoplasma enthalten sind, „welche von den sukzessiv aufeinanderfolgenden Kerngenerationen ver-

Masing (170) bringt diese Erscheinung mit der von Warburg vor kurzem entdeckten Tatsache in Zusammenhang, daß der Sauerstoffverbrauch im Verlaufe der Furchung keineswegs proportional der Zahl der Kerne zunimmt. Aus diesem Grunde ist auch der von J. Loeb postulierte autokatalytische Charakter der Kernsynthese nicht ohne weiteres so anzunehmen, wie es Loeb angibt.

J. Loeb (155) behauptet nämlich, daß „die Masse der Kernsubstanz in der Reihe der aufeinander folgenden Zellteilungen (anfangs wenigstens) in geometrischer Progression zunimmt; ja daß man geradezu sagen kann, daß (in dieser Entwicklungsperiode) die während der Zeiteinheit gebildete Kernsubstanz der schon vorhandenen Kernmasse jedesmal annähernd proportional ist“. Er nimmt ferner an, „daß die Kernsubstanz, das Reaktionsprodukt, selbst wieder als Katalysator auf die Kernsubstanz wirkt; daß also mit anderen Worten die Synthese der Kernsubstanz eine autokatalytische Reaktion ist“.

Ist diese Ansicht von J. Loeb richtig, so muß man erwarten, daß der Sauerstoffverbrauch stets während der Entwicklung zunimmt; damit stehen aber die Untersuchungen von Warburg (210) in Widerspruch. Die Hypothese von J. Loeb berücksichtigt jedoch die Ergebnisse der cytologischen Forschungen nicht genügend. Der Zuwachs der katalytischen Substanzen soll entweder mit dem Zuwachs der Kernsubstanz im Keime oder mit der Zunahme der chromatischen Substanz gleichen Schritt halten. Loeb nimmt an, daß die katalytischen Substanzen in geometrischer Progression zuwachsen. Was den Zuwachs der absoluten Kernsubstanzmenge betrifft, so habe ich (61) nachgewiesen und Köhler (87) hat es bestätigt, daß sich rapide Zunahme des Kernmaterials nur in den ersten Entwicklungsstadien feststellen läßt (64-Zellenstadium), also höchstens in 4—5 Furchungsstadien, demnach im ganzen bei *Strongylocentrotus* ungefähr $1^1/_2$ Stunden dauert. Hierauf folgt die Verteilung des in diesem Stadium produzierten Kernmaterials auf eine größere Kernanzahl; die absolute Kernsubstanzmasse nimmt bis zum Blastulastadium nicht mehr zu.

Hält also die Menge der katalytischen Substanz mit der Masse der Kernsubstanz gleichen Schritt, so müßte sie nur durch 4—5 Furchungsstadien zunehmen.

Sollte man wieder annehmen, daß der Zuwachs der katalytischen Substanzen von der Menge der chromatischen Substanz (nicht der ganzen Kernmasse) abhängt, so dauert die Zunahme des Chromatins länger in der Entwicklung, wächst aber doch nicht in geometrischer Progression. Die Angaben von Erdmann (49 a), welche allerdings nach meiner Beurteilung die Zunahme des Chromatins, sogar in Anbetracht der immer kleiner werdenden Chromosomen, nicht ausschließen, sprechen jedoch entschieden dagegen, daß das Chromatin von Stadium zu Stadium in geometrischer Progression zuwachse.

Und ferner, wir müssen doch die positiven Ergebnisse der Masingschen Forschungen berücksichtigen, daß der ganze Nukleinvorrat für den Kernapparat des Keimes bis zum Blastulastadium bereits im

---

wendet werden“. „Die Furchung sistiert von selbst, wenn ein bestimmtes Teil des Protoplasmas sich zum Chromatin transformiert hat.“ Durch die Forschungen von Masing ist die Qualität dieser Substanz, um die es sich hier handelt, ermittelt worden. Masing hat nach meiner Beurteilung vollkommen Recht, wenn er vermutet, daß der Nukleinsäurevorrat des Eiplasmas hierbei in Betracht kommt; „die Furchung würde demnach so lange dauern, als dieser Vorrat reicht“.

Ei vorhanden, präformiert ist, obschon er nicht im Kernapparat organisiert war, sondern im Ooplasma zerstreut sich vorfand.

Die Befunde über den Oxydationsverlauf der Keime (Warburg) scheinen mir also sowohl mit chemischen Untersuchungsresultaten (Masing), wie cytologischen Ergebnissen im Einklang zu stehen.

Die Masingschen Entdeckungen haben in den neuesten cytologischen Untersuchungen des Krakauer embryologischen Institutes Bestätigung gefunden. Janina Bury (36) hat nämlich festgestellt, daß man mit der Heidenhainschen Färbung im Protoplasma der unbefruchteten Echinideneier und in den ersten Furchungsphasen derselben viel Substanz nachweisen kann, welche sich wie Chromatinsubstanz färbt. Schreitet die Furchung vor, so nimmt dieses „Chromatoplasma“ stetig ab, so daß im Blastulastadium das Protoplasma von diesen Chromatinkörnchen fast frei erscheint. Man kann vermuten, daß diese Substanz eben das Material darstellt, welches im Laufe der Furchung zur Organisation des Kernapparates verbraucht wird.

Diese von Loeb erhobene, biologisch sehr wichtige Frage, ob die Kernsynthese wirklich autokatalytischen Charakter hat, wird sich sicher bei Verbindung der cytologischen und der gasanalytischen Forschungsmethoden aufklären lassen, doch vorläufig scheint mir diese Hypothese noch nicht gesichert zu sein.

Ich habe bei der Schilderung der Untersuchungen über den Entwicklungsreiz an erster Stelle die Forschungsresultate von J. Loeb und seine Theorie der Entwicklungserregung dargestellt, weil die Wissenschaft diesem Forscher die Anregung zur Arbeit auf diesem Gebiete verdankt, und weil nach meiner Ueberzeugung seine Verallgemeinerungen und Schlüsse tiefere Einblicke in den Zusammenhang der beobachteten Erscheinungen gestatten; viele neu entdeckte Tatsachen, z. B. auf dem Gebiete der heterogenen Befruchtung, lassen sich sehr gut mit dieser Theorie in Einklang bringen und bestätigen dieselbe in befriedigender Weise.

Ehe wir zu den Forschungen über Entwicklungserregung bei anderen Tiergruppen übergehen, möchte ich noch in kurzem andere Hypothesen der Entwicklungserregung skizzieren, welche sich ebenfalls hauptsächlich auf die Untersuchungen des Entwicklungsreizes bei den Echiniden stützen.

ζ) Die Hypothese von M. Fischer und W. Ostwald über die entwicklungserregenden Momente.

Die im vorhergehenden geschilderte Hypothese von J. Loeb über die Entwicklungserregung behandelt das ganze Problem vom rein chemischen Standpunkte. Wir haben gesehen, daß J. Loeb auf Grund seiner epochemachenden Forschungen zu der Ueberzeugung gelangt ist, daß das Wesen der Anregung zur Entwicklung in den chemischen Prozessen besteht, welche sich im Ei abspielen.

Nachdem bereits zahlreiche Erscheinungen auf dem Gebiete der künstlichen Parthenogenese bekannt geworden waren, wurde von M. Fischer und W. Ostwald (54) eine Arbeit veröffentlicht, in welcher die Verfasser die Entwicklungserregung von einem ganz anderen Standpunkte betrachten, und zwar von der Annahme ausgehen, daß die

Veränderungen der kolloidalen Substanzen in physikalischer Hinsicht die Hauptrolle bei der Entwicklungserregung spielen. Die plasmatische Substanz des Eies ist als eine kolloidale Materie zu betrachten, die aus zwei Haupttypen: aus Sol und Gel besteht. Die erste Kolloidart ist löslich, die andere unlöslich. Sol kann durch Gerinnung in Gel übergehen, Gel sich durch Verflüssigung in Sol umwandeln. Wenn man diejenigen Mittel, durch welche Sol in Gel übergeführt wird, aufmerksam betrachtet, so kommt man zu der Ueberzeugung, daß sie gerade diejenigen Reize bilden, welche die künstliche Parthenogenese zu veranlassen vermögen. Temperaturveränderungen, Wirkung der Säuren, Alkalien, Salze, sowie anderer Kolloide sind eben als jene Mittel bekannt. Bei solchen Gerinnungen, auf denen die Umwandlung von Sol in Gel beruht, gruppieren sich diejenigen Partikelchen, in denen sich die Gerinnung bereits vollzogen hat, in Form von sternförmigen Gebilden, welche an die bei der Parthenogenese und Befruchtung sich bildenden Strahlungen, Astrosphären, erinnern. Die Astrosphärenbildung, welche wir bei Beginn der entweder als künstliche Parthenogenese oder durch Befruchtung ausgelösten Entwicklung bemerken, soll eine konstante Begleiterscheinung sein, ein sichtbarer Ausdruck derjenigen Veränderungen, welche das Wesen der Entwicklungserregung, der Ueberführung des Sols in Gelsubstanzen bilden.

Der Befruchtung soll nach Ostwald und Fischer die nämliche Erscheinung zugrunde liegen. Das Spermatozoon führt in das Ei gewisse Salze und gewisse Kolloidsubstanzen ein; diese Substanzen veranlassen die Umwandlung von Sol in Gel und führen eo ipso auch die Entwicklungserregung herbei.

Die Hypothese von Fischer und Ostwald berücksichtigt aus der ganzen Reihe wahrnehmbarer Entwicklungsphänomene fast nur und allein die Astrosphärenbildung bei den ersten Entwicklungsstadien. Es ist daraus überhaupt nicht ersichtlich, wie sich eigentlich die Kernveränderungen in dem sich entwickelnden Ei erklären lassen, worauf diese Prozesse beruhen und wie sie in Gang gesetzt werden. Das ganze Wechselverhältnis zwischen diesen elementaren Zellkomponenten, auf welche die moderne Cytologie, Entwicklungslehre und celluläre Physiologie das Hauptgewicht legt, wird hier überhaupt unberücksichtigt gelassen. Man hat sodann keine Erklärung für den retrogressiven Prozeß, d. h. für die Ueberführung der Gel- in Solsubstanzen, mit anderen Worten, man weiß überhaupt nicht, wie die Verflüssigung der vorher geronnenen Kolloidsubstanz stattfindet, durch welche Mittel sie veranlaßt worden ist. Es unterliegt doch keinem Zweifel, daß am Ende der Mitosen auch diese Prozesse stattfinden müßten.

J. Loeb weist in seiner Kritik (138, 149) dieser Hypothese mit Recht darauf hin, daß die Astrosphärenbildung nicht während der Wirkung der die Parthenogenese auslösenden Faktoren stattfindet, sondern erst später, oft einige Stunden nach der Uebertragung in gewöhnliche Entwicklungsbedingungen. Diese Veränderungen sind demnach nicht primäre, sondern sekundäre Phänomene der Entwicklung.

Die Ergebnisse der neueren Forschungen bezüglich der Membranbildung durch Momente, welche die Cytolyse veranlassen, die Bedeutung des Sauerstoffes für die Wirksamkeit hypertonischer Lösungen, bilden

wieder neue, zur Zeit der Abfassung der Arbeit von Fischer und Ostwald noch unbekannte Argumente, welche aber die von diesen Autoren aufgestellte Hypothese heutzutage hinfällig machen. Wir werden aber später sehen, daß ein ganz ähnlicher Gedanke wie der Hypothese von Fischer und Ostwald später der Entwicklungshypothese von Delage zugrunde gelegt wurde; der genannte Autor vertritt nämlich ebenfalls die Ansicht, daß das Wesen der Entwicklung in der Umwandlung der Beschaffenheit der Kolloidsubstanz besteht.

η) Die Untersuchungen von Delage über die künstliche Parthenogenese bei Echiniden; seine Hypothese über die entwicklungserregenden Momente.

Ungefähr ein Jahr nach den ersten klassischen Arbeiten J. Loebs stellte Delage an Asterideneiern Versuche über künstliche Parthenogenese an und ging hierbei von den Resultaten dieses Forschers aus. In einem der nächsten Kapitel werde ich darüber näher berichten, hier möchte ich nur bemerken, daß Delage (41 d) schon im Jahre 1901 in dem auf dem internationalen Kongreß in Berlin gehaltenen Vortrag eine von Loeb abweichende Auffassung der entwicklungserregenden Faktoren ausgesprochen hat. In jener Zeit schrieb Loeb die Hauptrolle bei dem Prozeß der Entwicklungserregung dem osmotischen Druck zu. Demgegenüber gelangte Delage auf grund seiner Experimente mit Asterideneiern, bei welchen er durch Säuren und Temperaturerhöhung künstliche Parthenogenese anregte, zum folgenden Ergebnis: „Daraus geht hervor, daß außer dem osmotischen Drucke auch verschiedene andere Faktoren fähig sind, die künstliche Parthenogenese hervorzurufen. Ich fasse seine Wirkung in anderer Weise auf als Loeb. Für mich ist das unbefruchtete Ei im Zustande des inkonstanten Gleichgewichtes. Ohne äußere Hilfe und unter normalen Bedingungen ist es unfähig, sich zu entwickeln; es braucht aber nur ein „wenig", daß die Entwicklung des Eies in Gang gesetzt werde, und dieses „wenig" ist nichts spezifisches. Die verschiedensten Reize vermögen es ihm beizubringen. Es genügt, daß es von dem umgebenden Medium, in welchem es lebt, etwas mehr angeregt wird. Es reagiert auf die Reize, möge ihre Natur auch ganz variabel sein, indem es tut, was es zu tun vermag: das ist, es teilt sich; das Ei benimmt sich hier also wie die Netzhaut, welche auf alle Reize, von denen sie beeinflußt wird, seien sie mechanischer, physischer oder chemischer Natur, stets mit Lichtempfindung reagiert."

Diese Anschauung legt Delage auch seiner Befruchtungshypothese zugrunde. Er ist der Ansicht, daß das männliche und das weibliche Geschlechtselement sich essentiell voneinander unterscheiden: „das Spermatozoon ist klein, beweglich, entbehrt aller Reservestoffe, ist arm an Wasser; das Ei ist groß, unbeweglich, reich an Reservestoffen, reich an Wasser". Nachdem das an Wasser arme Spermatozoon in das Ei eingedrungen ist, entzieht es dem Cytoplasma das Wasser, und dieser Wasserverlust hat die Anregung zur Entwicklung zur Folge. Dieses Anschwellen des Spermatozoonkopfes während der Wanderung durch das Eiprotoplasma, läßt sich wirklich durch direkte Beobachtung bei vielen Tierspecies feststellen. Delage hielt es zu jener Zeit auch nicht für ausgeschlossen,

daß das Spermatozoon gewisse spezifische, zur Entwicklung anregende Fermente in das Ei einführt.

Diese Hypothesen von DELAGE, besonders aber die erste, daß der durch das Anschwellen des Spermatozoons verursachte Wasserverlust die Entwicklung auslöst, hat insofern mit den von LOEB ausgesprochenen Ansichten Aehnlichkeit, als auch dieser Forscher, wie wir im vorhergehenden Kapitel gesehen haben, die Auslösung der künstlichen Parthenogenese bei der osmotischen Methode auf den Wasserverlust zurückführt. Mir erscheint aber eine direkte Uebertragung dieses Prinzips auf die normale Befruchtung nicht statthaft. Der Wasserverlust muß doch bei längerer Einwirkung hypertonischer Lösungen unvergleichlich größer sein, als bei der Befruchtung. Es genügt ferner der Hinweis darauf, daß bei bestimmten Tierformen (Echiniden) die ganze Wanderung des Spermakopfes durch das Eiprotoplasma in der Regel ohne jede Anschwellung des männlichen Vorkernes von statten geht. Die zweite Hypothese von DELAGE bezüglich der Einführung gewisser Fermente stimmt auch mit den jetzigen Anschauungen über die entwicklungserregenden Momente überein; der Hauptgedanke, daß die Spermatozoen in das Ei gewisse Fermente hineintragen, rührt eigentlich von WINKLER (215) her. Die Experimente WINKLERS, welcher durch Samenextrakt die Eier zur Furchung gebracht hat, sind jedoch nicht ganz entscheidend, so daß auch diese Hypothese durch die genannten Versuche von WINKLER nicht genügend begründet wird. Eine weitere Aufgabe der biologischen Forschungen war die Frage, wie diese Stoffe wirken müssen, um den Entwicklungsvorgang auszulösen. Diese Erklärung wurde erst von LOEB gegeben. Die ersten Experimente von DELAGE verdienen aber Beachtung, da er durch seine Versuche mit CO_2 nachgewiesen hat, daß die Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese auch ohne Steigerung des osmotischen Druckes veranlaßt werden kann. Allerdings hat erst LOEB (139 o, p) die eigentliche Wirkung der Kohlensäure bei der Entwicklungserregung gründlicher aufgeklärt.

In neuerer Zeit hat DELAGE (42) die Methode mit Tanninsäure und Ammoniak angegeben, die ich bereits oben (p. 819) besprochen habe. Mit dieser Methode hat er, wie bekannt, weit in der Entwicklung vorgerückte Stadien bekommen. Er hob dabei hervor, daß die Lösungen nicht nur hypertonisch, sondern mit Seewasser isotonisch und hypotonisch sein können. Weiter bemerkt DELAGE gegen LOEB, daß die Faktoren, welche die künstliche Parthenogenese hervorrufen, auch in Abwesenheit von Sauerstoff wirken können. Doch bevor ich auf die Analyse dieser Methode eingehe, will ich noch einige Bemerkungen über die Gedanken, welche der Erfindung dieser Methode zugrunde liegen, vorausschicken.

Wie bereits von GODLEWSKI hervorgehoben wurde (vgl. GODLEWSKI, 62, p. 186 u. 187), sind die Hauptideen, auf die sich die Methode von DELAGE gründet, schon früher ausgesprochen worden. DELAGE (42, p. 454) sagt nämlich im Jahre 1908, daß er auf seine neue Methode der Parthenogenese durch folgende Idee gebracht wurde: „Ich möchte hier diese Idee bloß andeuten, bevor sie in den Schlußfolgerungen ausgeführt wird. Die wesentlichen Phänomene der Furchung müssen auf die sukzessiven Gerinnungen und Verflüssigungen der plasmatischen Kolloide zurückgeführt werden. Wenn man diese Prozesse in ihrer natürlichen Reihe durch entsprechende Faktoren herbeiführen könnte,

müßte man das Auftreten der Furchung erwarten." Diese Idee wurde aber von J. Loeb bedeutend früher ausgesprochen (und später als nicht richtig aufgegeben). Er sagt nämlich in seinen Vorlesungen über die Dynamik der Lebensvorgänge: „Bei meinen ersten Versuchen (vgl. dazu die Arbeit vom Jahre 1900 im Amer. Journ. of Physiol., Vol. 3) über die künstliche Parthenogenese ging ich von der Annahme aus, daß das Wesen der Befruchtung in einer Zustandsänderung der Kolloide des Eies bestehe, beispielsweise Gerinnungen und Verflüssigungen, und ich war geneigt, die Rolle des osmotischen Druckes und spezifischer Salze oder Ionen zu verwerten" (p. 252). Delage ist der Meinung, daß diese essentiellen Vorgänge der Gerinnung und Verflüssigung in der Befruchtungsmembranbildung und der Lösung der Kernmembran ihren Ausdruck finden [1]).

Aus meinen früheren Bemerkungen geht deutlich hervor, welche große Bedeutung Loeb dem Prozeß der Membranbildung bei der Einleitung des Entwicklungsvorganges schon im Jahre 1905 zugeschrieben hat. Die andere Tatsache, daß die Kernmembranlösung hier auch ein wichtiges Moment bildet, wurde ebenfalls von Loeb zuerst hervorgehoben [2]).

Für jeden Unbefangenen unterliegt es also gar keinem Zweifel, daß die Priorität dieser Gedanken vollständig Loeb gebührt. Es muß weiter bemerkt werden, daß der Gedanke über Veränderung des Zustandes in Kolloidsubstanzen in der Arbeit von M. Fischer und W. Ostwald (54) (aus dem Laboratorium von Loeb) ausführlich entwickelt wurden. Die Arbeit dieser Autoren hat Delage ebenfalls unberücksichtigt gelassen.

Wie bereits bemerkt, sah sich Loeb veranlaßt, diese Erklärung der künstlichen Parthenogenese aufzugeben, denn sie ist in der Tat zum größten Teil unhaltbar. In der Kritik der Hypothese von M. Fischer und W. Ostwald habe ich die Unzulänglichkeit des Gerinnungs- und Verflüssigungsprinzips zur Genüge besprochen.

Es erübrigen nur noch wenige Bemerkungen über die Bedeutung der Kernmembranlösung. Ich kann diesem Prozeß keine eminente Bedeutung zuschreiben, halte ihn vielmehr bloß für eine Begleiterscheinung jeder Kernteilung. Bekanntlich kann trotz der Auflösung der Membran die Entwicklung ausbleiben, was man bei Behandlung der Eier mit Fettsäuren konstatieren kann. Obwohl die Monasterstadien nicht einmal die Teilung des Kernes in zwei Tochterkerne ergeben, gehen ihnen bekanntlich dennoch die Kernmembranlösungen voraus. Die Arbeiten über amitoseähnliche Kernteilungen beweisen dagegen, daß auch ohne Kernmembranlösung die Zellteilung stattfinden kann (vgl. die neueste Arbeit von Schiller, 198a, u. a.). Ich übergehe hier sogar die Ansichten derjenigen Autoren, welche die Teilung der embryonalen Zellen durch Amitose für zulässig halten, wie auch derjenigen, welche das Vorhandensein der Kernmembran überhaupt in Abrede stellen.

Durch alle hier besprochenen Beobachtungen wird also dieser Hypothese der Boden gänzlich entzogen.

---

1) „Pour l'œuf ces premiers phénomènes semblent être la formation de la membrane vitteline, puis la dissolution de la membrane nucléaire."

2) Loeb sagte noch im Jahre 1900: „Es scheint, als ob die Verflüssigung der Kernmembran und anderer Bestandteile des Kernes zuerst für die Zellteilung nötig wäre."

Nun kehren wir zur näheren Analyse der Methode von Delage zurück. Die erste Frage, die hier aufgeworfen werden muß, ist die, ob etwas an dem, was wir vorher in der Hypothese Loebs kennen gelernt haben, nach der Veröffentlichung der Arbeiten von Delage geändert werden soll. Diese erste Frage muß ich entschieden mit Nein beantworden:

Die wesentlichen Unterschiede zwischen der Loebschen Auffassung der künstlichen Parthenogenese und derjenigen von Delage sollen nach der Angabe des letztgenannten Autors von zweierlei Art sein. Erstens: Loeb hat behauptet, daß die mit Seewasser isotonischen und die hypotonischen Lösungen keinen Einfluß auf die Anregung zur künstlichen Parthenogenese ausüben, daß dagegen dieser Einfluß durch hypertonische Lösungen veranlaßt werden kann — und zwar wirkt eine solche Lösung nach Loeb nur korrigierend. Delage glaubt demgegenüber nachgewiesen zu haben, daß diese Wirkung auch den iso- und hypotonischen Lösungen zukommt. Zweitens: Loeb behauptete, daß die Wirkung der hypertonischen Lösung nur in Sauerstoffanwesenheit stattfinde. Demgegenüber behauptet Delage auf Grund seiner Experimente, daß die Wirkung der Lösungen, welche die künstliche Parthenogenese veranlassen, auch ohne Sauerstoffzutritt möglich sei.

Was die erste Behauptung betrifft, daß die hypotonischen und die isotonischen Lösungen die künstliche Parthenogenese veranlassen können, so ist sie hinsichtlich der Wirkung von Fettsäuren und anderer cytolytisch wirkenden Substanzen richtig. Diese Meinung hat Loeb seit 1905 stets vertreten. Jedoch die Behauptung bezüglich der Wirkung von Salzen und Nichtleitern wie Zuckerlösungen beruht auf dem Irrtum, daß Delage keinen Unterschied zwischen isosmotischen und isotonischen Lösungen macht. Man weiß ja bereits aus der pflanzenphysiologischen Literatur, daß die isosmotischen Substanzen bezüglich des osmotischen Druckes, welchen sie auf das betreffende Protoplasma ausüben, nicht immer gleichwirkend sind. Das wäre nur dann der Fall, wenn das Protoplasma für alle Substanzen, die wir anwenden, vollständig impermeabel wäre. Das stimmt aber nicht. Wir wissen, daß die Permeabilität nicht nur von der einwirkenden Substanz abhängig ist, sondern in hohem Grade durch die Beschaffenheit der betreffenden Plasmaart bedingt ist. Aus den neuesten Arbeiten von J. Loeb (146, 149) geht hervor, daß diese Regel auch für die Echinideneier voll gilt. Die Lösungen, welche z. B. mit Seewasser isosmotisch oder hypertonisch sind, wirken auf Seeigeleier wie hypotonische Lösungen. Ich kann hier dieses Problem nicht näher durch Resultate der Experimente von Loeb illustrieren und muß auf seine Originalarbeiten verweisen (vgl. besonders Loeb, 146). Zusammenfassend kann ich nur bemerken, daß dem von Delage gegen Loebs Hypothese erhobenen Einwand eben aus dem Grunde, weil diese zwei Begriffe „isotonisch“ und „isosmotisch“ nicht streng auseinander gehalten werden, jede Beweiskraft abgesprochen werden muß.

Wie steht es nun mit dem zweiten Einwand bezüglich der Notwendigkeit des Sauerstoffes in den Lösungen, welche zur Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese verwendet werden? Zunächst muß festgestellt werden, daß diese Behauptung von Loeb sich nur auf die Wirkung der hypertonischen Lösungen, nicht anderer, künstliche Parthenogenese hervorrufender Mittel bezieht. Aber auch in dieser Hinsicht be-

dürfen die Angaben von Delage weiterer Bestätigung und genauerer Schilderung der Versuche. Besonders nicht exakt genug beschrieben sind die Experimente mit Auspumpen der Luft. Aus der Beschreibung scheint hervorzugehen, daß der Apparat während des Versuches geöffnet wurde; jedenfalls hat man nicht die Gewähr, daß die Lösung wirklich sauerstofffrei war. Aus der Arbeit von Boussingault und aus der Arbeit von Godlewski (58) ist ja bekannt, wie schwer es ist, das Wasser von der darin gelöst enthaltenen Luft vollkommen zu befreien; ferner ersieht man aus der Arbeit von Godlewski, daß die Eier den Sauerstoff fast unabhängig von seinem Partiardruck auszunützen vermögen. Es liegt also auf der Hand, daß diese Methode hier nicht ausreichen kann. Weitere Experimente wären mithin nötig, um die These von Delage annehmen zu können.

Was die andere Methode von Delage betrifft, nämlich das Durchleiten von Stickstoff durch diese Lösungen, so erscheint sie aus dem Grunde nicht entscheidend, weil sich der Verdacht aufdrängt, daß sich die vorher mit Tanninsäure behandelten Eier deshalb entwickelten, weil sie nach der Behandlung mit Tanninsäure eine Zeitlang im sauerstofffreien Medium verweilten. Die Lösung, in der sie lagen, konnte zwar ganz wirkungslos sein, die Eier entwickelten sich aber dennoch, weil sie durch Tanninsäure zu den ersten Cytolysestadien, obschon vielleicht ohne wahrnehmbare Dotterhaut[1]) veranlaßt wurden und sich sodann im sauerstofffreien Medium von der schädlichen Nebenwirkung dieses Prozesses befreiten (vgl. analoge Experimente von Loeb, 139 w, y).

Zusammenfassend kann ich sagen, daß durch die bisherigen Experimente von Delage, die Auffassung der die künstliche Parthenogenese und Entwicklung überhaupt bedingenden Momente, welche von Loeb ermittelt worden ist — gar keine wirklich begründete Aenderung erfahren hat.

Delage verdanken wir dagegen die erste[2]) Feststellung der Tatsache, daß die durch künstliche Parthenogenese erzeugten Larven weiter gezüchtet werden können. Mit besonderer Sorgfalt und Geschicklichkeit wurden die Larven noch über das Metamorphosestadium hinausgezüchtet, so daß Delage (43) einige Exemplare von definitiv ausgebildeten, der Geschlechtsreife nahestehenden Echiniden besitzt. Die nähere Untersuchung derselben verspricht erfolgreiche Resultate.

Nur anhangsweise möchte ich noch andeuten, daß Delage (44) im Jahre 1908 in zwei Mitteilungen über seine Versuche berichtet, in denen es sich um künstliche Erregung zur Parthenogenese durch Elektrizität handelte. Es fehlt leider sowohl in der ersten, wie in der zweiten Mitteilung jeder Anhaltspunkt für eine nähere Analyse dieser Erscheinung. Nach der ersten Mitteilung sollte man glauben, daß die Eier in statischer Weise elektrisiert, daß sie also durch Veränderung der negativen Ladung in positive zur Parthenogenese angeregt wurden. Jedoch in Anbetracht alles dessen, was wir über den Einfluß der Elektrizität auf die sich entwickelnde Substanz wissen, wäre diese Er-

1) Leider kann man aus der Arbeit von Delage nicht erfahren, wie die Furchung bei diesen Eiern verlief, die neue Arbeit jedoch von Shearer und Lloyd (199) berichtet, daß die Dotterhaut dort nicht hervorgerufen wird.

2) Vgl. auch die Arbeit von Shearer und Lloyd (199).

scheinung höchst sonderbar, so daß man wirklich mit irgendeinem Fehler rechnen muß.

In der zweiten Mitteilung hat jedoch DELAGE (44a) die Interpretation der Erscheinung geändert. Er glaubt, daß hier die Eier durch Säure und Alkalien, welche bei der Elektrolyse der Lösung entstehen, zur Entwicklung angeregt werden. Ich will hier die Sache nicht näher erörtern und gehe auch auf die Frage nicht ein, ob ein Strom hier überhaupt fließt oder nicht, muß aber darauf hinweisen, was sonst DELAGE selbst hervorhebt, daß die Konzentration der Säuren und Alkalien, die bei der Elektrolyse eventuell entstehen könnten, absolut nicht ausreicht, um die Parthenogenese hervorzurufen. Da der Verf. selbst weiter bemerkt, daß noch weitere Forschungen hier unentbehrlich sind, müssen wir dieselben abwarten, bevor sich etwas Positives darüber sagen läßt. Nach dem, was bisher in dieser Hinsicht veröffentlicht wurde, ist die ganze von DELAGE beschriebene Erscheinung vollkommen unverständlich und nicht analysierbar.

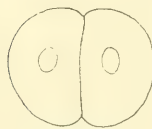
Die Umschau, die wir in der Literatur über künstliche Parthenogenese bei Echiniden gehalten haben, führt uns zu dem Schluß, daß die von LOEB aufgestellte Theorie der Entwicklungserregung eigentlich die einzige ist, welche mit den tatsächlichen Versuchsresultaten im Einklang steht und wirklich begründet erscheint. Es drängt sich aber die Frage auf, ob diese auf Grund der Untersuchungen bei Echiniden gewonnenen Resultate sich auch auf andere Tiere verallgemeinern lassen. Um diese Frage zu entscheiden, müssen wir die bisherigen Literaturangaben bezüglich anderer Tiere wenigstens in den Hauptzügen gleichfalls kennen lernen.

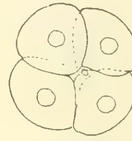
ϑ) Versuche an anderen Tieren.

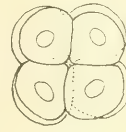
a) Versuche an Würmern.

Die ersten Versuche an Würmern wurden von J. LOEB (128, 139h) noch im Jahre 1901 angestellt. Durch Erhöhung des osmotischen Druckes brachte J. LOEB die Eier von *Chaetopterus* zur Entwicklung und erhielt sogar schwimmende Larven. Die Beobachtung ist aus dem Grunde wichtig, weil der genannte Forscher dabei festgestellt hat, daß die Entwicklung ohne Furchung verläuft. Das bildet nun den Ausgangspunkt für die weiteren von F. R. LILLIE (111) an *Chaetopterus* unternommenen Studien, in welchen zum erstenmal positiv nachgewiesen wurde, daß auch die cytologische Differenzierung ohne Plasmateilung verlaufen kann. Derselben Methode der Erhöhung des osmotischen Druckes bedienten sich auch LOEB und M. H. FISCHER in ihren über Parthenogenese bei *Amphitrite* angestellten Versuchen. BULLOT (35) gelang es, bei *Ophelia* durch Erhöhung des osmotischen Druckes die künstliche Parthenogenese zu erreichen. Auch SCOTT (198) stellte weitere Experimente mit *Amphitrite* an, deren Eier er ebenfalls durch Erhöhung des osmotischen Druckes und durch Schütteln zur Entwicklung brachte. Die Kernteilung ging hier jedoch hauptsächlich ohne Zellteilung vor sich. Von großer Bedeutung ist die Arbeit von G. LEFÈVRE (110), welcher künstliche Parthenogenese bei *Thalassema mellita* hervorgerufen hat. Er setzte nämlich dem Seewasser Säuren zu, und zwar sowohl anorganische (HCl, HNO_3 H_2SO_4), wie auch organische (Acid. aceticum und oxali-

cum) — in anderen Versuchen wieder bediente er sich der zum erstenmal von Delage (41 a, b, c, d) bei *Asterias* angewandten Methode, indem er die Eier in mit CO_2 gesättigtem Seewasser eine Zeitlang beließ (und zwar nicht länger als eine Stunde). Die Resultate Lefèvres sind sehr beachtenswert. Das von ihm angewandte Material zeichnet sich dadurch aus, daß die befruchteten Eier, wie die der Echiniden, sofort nach der Befruchtung eine Befruchtungsmembran bilden. Nun bemerkte man, daß sie auch nach Uebertragung aus angesäuertem Seewasser in normales eine solche Befruchtungsmembran aufweisen. Die Entwicklung ging hier ganz normal vor sich. Die aus der Arbeit Lefèvres reproduzierten Abbildungen zeigen die sukzessiv aufeinander folgenden Entwicklungsstadien. Wir sehen hier die regelmäßige Furchung (Fig. 249—252), Blastula- (Fig. 253) und Gastrulabildung


Fig. 249.


Fig. 250.


Fig. 251.

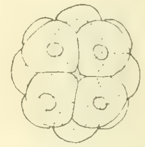
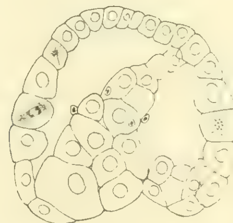

Fig. 252.


Fig. 253.


Fig. 254.

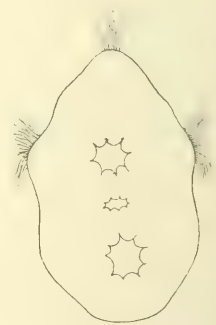

Fig. 255.

Fig. 249—255. Auf dem Wege der künstlichen Parthenogenese hervorgerufene Entwicklung von *Thalassema mellita*. Fig. 249—252 Furchungsstadien, Fig. 253 Blastula-, Fig. 253 junges Gastrulastadium, Fig. 255 Trochophorastadium. Nach Lefèvre (110).

(Fig. 254), und es kommt zur Bildung der schwimmenden Trochophora (Fig. 255). Lefèvre fand, daß sich in günstigen Experimenten 50—60 Proz. Eier entwickelten.

Neuerdings hat J. Loeb (145) wichtige Resultate über künstliche Parthenogenese bei *Polynoe* veröffentlicht. Diese Eier werden bekanntlich unreif abgelegt und reifen erst im Seewasser. Nun wurden die Eier erst nach vollzogener Reifung in Seewasser gebracht, welches mit hämolytisch wirkenden Substanzen versetzt war. So wurden in einer Serie die Experimente mit Saponin gemacht und die Eier nach kurzem (1 Minute) Aufenthalt in so verändertem Seewasser in normales Seewasser zurückgebracht, wo sie sofort eine Befruchtungsmembran bildeten. In vielen Fällen genügte die Hervorrufung der Befruchtungsmembran, um die Entwicklung in Gang zu setzen, nur wurde hier-

durch das Entwicklungstempo bedeutend verlangsamt. Bei den meisten Keimen dauerte jedoch die Entwicklung nicht lange, und es trat bald ein Stillstand ein. Jedoch durch nachfolgende Behandlung mit hypertonischen Lösungen konnte man die Entwicklung derart beeinflussen, daß sie sich weder hinsichtlich ihres Tempos noch ihrer morphologischen Merkmale von den durch Befruchtung zur Entwicklung angeregten unterschieden.

Statt Saponin kann auch hyperalkalisches Seewasser verwendet werden, um die Entwicklung auszulösen. Wenn die Eier von *Polynoe* dauernd in solchem hyperalkalischen Seewasser verbleiben, können sie zur Entwicklung von Larven veranlaßt werden, vorausgesetzt, daß der Sauerstoffvorrat günstig ist. Die Resultate können durch nachträgliche Behandlung der Eier mit hypertonischem Seewasser auch hier verbessert werden.

Stellen wir jetzt die wichtigsten durch Experimente an Würmern gewonnenen Resultate zusammen, so geht daraus ohne weiteres hervor, daß sie eigentlich die Ergebnisse der Versuche bei Echiniden bestätigen. Wir haben gesehen, daß man bei Verwendung der rein osmotischen Methode nur eine unvollständige Nachahmung der durch Befruchtung veranlaßten Entwicklung erhält. Dagegen ist bei Anwendung von hämolytisch wirkenden Stoffen die Anregung zur vollkommen normalen Entwicklung gegeben. In vielen Fällen (*Thalassema mellita*, LEFÈVRE, zum Teil auch *Polynoe*) reicht diese Aenderungsform aus, um die richtige Entwicklung hervorzurufen. In dem übrigen Teil der Fälle ist jedoch noch eine Korrektion nötig (*Polynoe*), welche sich durch Behandlung der Eier mit hypertonischen Lösungen durchführen läßt. Mit anderen Worten, die Oxydationsprozesse, welche in den Annelideneiern durch die cytolytischen Substanzen (Säuren bei LEFÈVRE, Saponin bei J. LOEB) veranlaßt werden, verlaufen in vielen Fällen vom Anfang an in richtigen Bahnen, in anderen aber weichen sie von der Norm ab, können jedoch durch hypertonisches Seewasser derart modifiziert werden, daß sie später zur Bildung der Kernsubstanz aus dem Protoplasma führen.

KOSTANECKI (100) behandelte die Eier von *Aricia* mit einer Flüssigkeit, welche aus 10 T. einer $^1/_{10}$ n Salpetersäure + 90 T. Meerwasser bestand, 2—$2^1/_2$ Minuten, spülte hernach in frischem Meerwasser aus und brachte sie in eine Mischung von 10 ccm $2^1/_2$ n KCl-Lösung und 90 ccm Meerwasser, wo sie 15—20 Minuten verblieben. Auf diese Weise erhielt er die Reifung und die ersten Furchungsstadien. Die Entwicklung verlief aber abnorm und wurde bald sistiert. KOSTANECKI untersuchte das Material der künstlich erzeugten Furchung und Reifung auch cytologisch.

In neuester Zeit versuchten J. LOEB und H. WASTENEYS (168) die Eier von *Chaetopterus* zur Segmentation durch Anwendung folgender Methode anzuregen: $1^1/_2$—$2^1/_2$ Minuten wurden die genannten unbefruchteten Eier mit einer Flüssigkeit, die aus 25 ccm $^3/_8$ m Strontiumchlorid + 2 ccm $^m/_2$ NaCl + $CaCl_2$ + KCl bestand, behandelt, sodann 10 Minuten lang der nämlichen, mit dem gleichen Volumen von Ochsenserum verdünnten Flüssigkeit exponiert und endlich in die hypertonische Lösung übertragen. Es zeigte sich, daß die Eier sich entwickelten, und zwar so, daß die Furchung mit Kern- und Plasmateilung verlief.

An gleichem Material stellte auch H. M. Allyn (1a) zahlreiche Experimente über künstliche Parthenogenese an. Er verwendete zur Hervorrufung derselben bei *Chaetopterus*-Eiern verschiedene Konzentrationen von Salzen, und zwar von KCl und NaCl mit verschieden langer Expositionszeit, außerdem auch andere Agentien, wie Säuren, Alkalien, Alkohol, KCN, Seewasser mit Ueberschuß und ohne Sauerstoff, Temperaturveränderungen und verschiedene Kombinationen der oben aufgezählten Faktoren. Das gründliche Studium von Allyn, welcher auch verhältnismäßig weit vorgerückte Entwicklungsstadien erhielt, ergab, daß das *Chaetopterus*-Ei in labilem Gleichgewicht sich befindet und auf verschiedene Reize mit der Entwicklung reagiert. Die künstlich hervorgerufenen Veränderungen in der kortikalen Eischicht, die sich durch Membranbildung äußern, genügen jedoch nicht, um die Entwicklung in Gang zu setzen. Es ist von großer Wichtigkeit, daß Allyn (1a) in seinen Kulturen Larven erhalten hat auch in denjenigen Fällen, in denen das Ei keine Richtungskörper oder nur einen ausgestoßen hatte. Weiter hat sich aus den Versuchen von Allyn gezeigt, daß die Hemmung der Oxydation die Differenzierung im Laufe der Entwicklung beeinträchtigt, resp. sistiert. Wird die Differenzierung der Keimkomponente in Gang gesetzt, so wird dadurch auch die Oxydationstätigkeit erhöht.

Von Belang ist die von Allyn auch für *Chaetopterus* festgestellte Tatsache, daß die Kombination von zwei entwicklungserregenden Momenten die Entwicklung oft beeinträchtigt. So verläuft die Entwicklung abnorm, wenn die Befruchtung durch Spermatozoen mit der Anwendung der hypertonischen Lösungen auf dieselben Eier kompliziert wird. Diese Beobachtung steht mit dem im Einklang, was an Echiniden von Konopacki (91) und Gray (69a) konstatiert wurde. Auch bei *Chaetopterus* treten dabei mehrpolige Mitosen auf.

b) Versuche an Echinodermen.

Das klassische Material zu den Versuchen über künstliche Parthenogenese bilden die Echiniden. Die Versuchsergebnisse an diesem Material haben wir bereits oben (p. 805—847) besprochen, so daß wir gleich zu den Seesternen übergehen können.

Die Seesterne wurden zum erstenmal zu Experimenten über künstliche Parthenogenese von Delage (41b, d) verwendet. Dieser Forscher bediente sich in seinen ersten Versuchen der Loebschen Methode, verwendete also hypertonische Lösungen (Seewasser mit Zusatz von KCl, NaCl, $MgCl_2$ usw.) und kam zu demselben Resultat, wie Loeb bei seinen an Echiniden und Anneliden durchgeführten Versuchen. Weiter gelang es Delage (41d), durch Temperaturerhöhung des umgebenden Mediums ebenfalls eine beträchtliche Anzahl von schwimmenden Larven zu erhalten. Auch durch Einwirkung von Säuren, besonders von HCl, durch Kombination der Temperaturerhöhung und des Säurezusatzes, durch Erhöhung der Temperatur und Konzentration erhielt er ebenfalls positive Resultate.

Mathews (171) beobachtete die Entwicklung der *Asterias*-Eier, welche überhaupt eine gewisse Tendenz zur natürlichen Parthenogenese zeigen, nach dem Schütteln und fand, daß die Eier in einem Fall sehr stark geschüttelt werden müssen, während in einem anderen schon eine leichte Bewegung im Kulturglas genügt. Diese Versuchsresultate

zeigen also mit denjenigen, die als erste über künstliche Parthenogenese bei Seidenwürmern (Tichomiroff, 204, 205) angestellt wurden, eine gewisse Aehnlichkeit. Hier wurde ebenfalls das mechanische Agens verwendet.

In seinen weiteren Mitteilungen berichtet Delage über die künstliche Parthenogenese bei *Asterias glacialis*, welche er durch mit Kohlensäure gesättigtes Seewasser erhielt, wobei es ihm gelang, aus den Embryonen durch besondere, sehr sorgfältige Behandlung derselben weit vorgerückte Entwicklungsstadien heranzuzüchten. Die hier aus der Arbeit von Delage (42) reproduzierte, noch im Jahre 1904 erhaltene Larve zeigt ein der Metamorphose ganz nahestehendes Stadium (Fig. 256). Delage züchtete die Larven in stets bewegtem Wasser und fütterte sie mit Algen, er ist aber der Meinung, daß die Eier der Tiere sich durch die Tendenz zur Parthenogenese auszeichnen, und daß diese Eigentümlichkeit durch verschiedenste Faktoren aktiviert werden kann, zu denen auch die Wirkung von CO_2-haltigem Seewasser gehören soll.

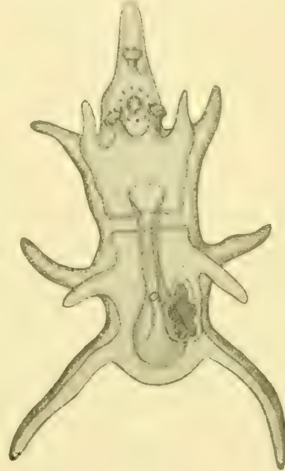


Fig. 256. Auf dem Wege der künstlichen Parthenogenese gewonnene Larve (Bipinnariastadium am Anfang der Brachiolaria) von *Asterias glacialis*. Nach Y. Delage.

Garbowski (55), welcher auf Veranlassung von Delage die künstliche Parthenogenese der Asteriden untersuchte und sich derselben Methode bediente, ist der Meinung, daß die künstliche Parthenogenese in den Eiern von *Asterias* durch die Kohlensäure deshalb hervorgerufen wird, weil die Eier in eine Art von Narkose versetzt werden. Dafür soll der Umstand sprechen, daß wir in den in CO_2-haltiges Seewasser gebrachten Oocyten die Reifungsvorgänge sofort gehemmt sehen. Die Auslösung der Entwicklung betrachtet Garbowski „als spezifisches Geschehen“, welches mit dem Agens in einem losen Zusammenhang steht, „wie etwa die Parthenogenese bei einer Bombycide mit der Aktion des ‚Bürstens‘ der Eizelle“.

Es leuchtet nach alledem, was wir bisher über die Parthenogenese gehört haben, ohne weiteres ein, daß diese Hypothesen zweifellos als hinfällig zu bezeichnen sind. Die bisher besprochenen Methoden der künstlichen Parthenogenese bei Asteriden lassen sich ganz einwandfrei auf die von Loeb angegebene Theorie zurückzuführen. Die Wirkung der von Delage in seinen ersten Experimenten gebrauchten hypertonischen Lösungen wurde im Kapitel über Echiniden besprochen. Den Einfluß der Säuren dagegen, die Temperaturerhöhung, die Wirkung der Kohlensäure, von denen die letztere zum erstenmal von Delage, sodann von Garbowski verwendet wurde, kann man geradezu als Wirkung von Agenzien erklären, welche die Cytolyse veranlassen. Die Eigenschaften der Kohlensäure in dieser Hinsicht sind wieder aus der Arbeit von Loeb bekannt. Godlewski (61) hat diese Eigentümlichkeit der Kohlensäure bezüglich ihrer membranbildenden Wirkung ebenfalls bestätigt. Daß es sich auch bei den Asteriden eben um diese Wirkung der Kohlensäure handelt, geht schon daraus hervor, daß die Hervorrufung der Membranbildung bei den Seesterneiern sowohl in den

Beobachtungen von Delage als auch in denjenigen von Garbowski hervorgehoben wurde. Die Wirkung der Kohlensäure äußert sich jedoch noch in anderer Richtung. Sobald die Anregung zu der Entwicklung durch dieselbe bei dem Prozeß der Membranbildung gegeben ist, und die Eier weiter in CO_2-haltigem Seewasser belassen werden, sind in ihnen die Oxydationsvorgänge zeitweise gehemmt. Dadurch ist dem Ei die Gelegenheit gegeben, sich von der schädlichen Nebenwirkung des Membranbildungsprozesses zu befreien.

Wir haben oben bei den Echinideneiern gesehen, daß, nachdem die Befruchtungsmembran einmal gebildet worden ist, nach Aufhebung der Oxydationsvorgänge (Behandlung mit KCN oder Vertreibung des Sauerstoffes) der Entwicklungsgang ganz normal verläuft (J. Loeb). Hier ist die Oxydation durch CO_2 gehemmt.

Mehr Schwierigkeiten bieten die Resultate derjenigen Versuche von Delage und Mathews mit Seesterneiern, welche durch mechanische Reize zur Entwicklung veranlaßt wurden. Delage ist der Ansicht, daß überhaupt jeder Reiz imstande ist, die Entwicklung zu veranlassen. Diese Behauptung kann selbstverständlich nur mit großer Einschränkung als richtig betrachtet werden und könnte höchstens für jene Tiere gelten, welche eine eklatante Tendenz zur natürlichen Parthenogenese haben. J. Loeb (149) vertritt in dieser Hinsicht die Meinung, daß das Schütteln hier die Membranbildung veranlaßt. Er denkt sich den Vorgang so, daß es sich dabei um ein Zusammenfließen von vorher (durch eine feste oder flüssige Lamelle) getrennten Tröpfchen handelt. „Es ist denkbar — sagt er weiter —, daß bei den Eiern gewisser Formen die Lamellen, welche das Zusammenfließen dieser Tröpfchen hindern, leichter beseitigt werden, als bei den Eiern anderer Formen, und bei den Eiern ersterer Formen könnte dann bloßes Schütteln genügen, um die Membranbildung und damit die Entwicklung hervorzurufen.“ Als Stütze seiner Hypothese gibt Loeb die Beobachtung an, daß es beim mechanischen, künstlich auf die Seesternovarien ausgeübten Druck bei einem Teil der Eier zur Membranbildung kommt. Die Emulsion, aus welcher das Protoplasma der Eier besteht, muß also an der Grenze der Haltbarkeit stehen und kann durch mechanischen Druck, resp. Schütteln zerstört werden, so daß die Reize die Membranbildung zur Folge haben. Die Membran muß hier also in gewissem Grade präformiert sein.

Wenn man diese sehr wahrscheinliche, allerdings aber hypothetische Erklärung der Anregung zur künstlichen Parthenogenese durch mechanische Reize annimmt, muß man sich weiter bezüglich der Struktur des Protoplasmas entschließen, dieses nicht als eine chemische Verbindung von Lipoid und Eiweiß, sondern als eine Emulsion von Eiweiß in Lipoiden aufzufassen.

Untersuchungen über künstliche Parthenogenese bei Asteriden wurden weiter von R. S. Lillie (116) vorgenommen. Er setzte die Eier von *Asterias forbesii* auf ganz kurze Zeit der Einwirkung einer erhöhten Temperatur aus und folgte hierbei dem Beispiel Delages (41 a) und Greeleys (64 b), welche ebenfalls die erhöhte Temperatur zur Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese angewandt hatten. Nach zahlreichen Experimenten kam R. S. Lillie auf Grund seiner Versuche zu der Ueberzeugung, daß die Expositionsdauer bei der Erhöhung der Temperatur erheblich abgekürzt werden kann, nämlich für 35° auf 70 Sekunden, für 36° auf 40–50 Sekunden,

für 37° auf 30 Sekunden, für 38° auf 20 Sekunden. Bei Einwirkung dieser kurzdauernden Erwärmung erfolgte sofort die Bildung einer Befruchtungsmembran, welche sich von der bei natürlicher Befruchtung angelegten in nichts unterscheidet. Bald darauf beginnt der Entwicklungsprozeß, welcher oft nur bis zu der Blastula führt, in manchen Fällen werden jedoch auch weitere Stadien erreicht. Es hat sich während der Versuche Lillies gezeigt, daß es für das Resultat der künstlichen Entwicklungserregung sehr wichtig war, in welchem Reifungsstadium die Eier der Einwirkung der höheren Temperatur ausgesetzt wurden. Die sehr interessante Experimentenserie Lillies hat nämlich bewiesen, daß nur die Erwärmung, welche nach der Lösung der Kernmembran des unreifen Eies stattfindet, jedoch noch vor der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers, entwicklungserregend wirkt. Wird dagegen das unreife Ei früher erwärmt, so bleibt diese Temperaturerhöhung wirkungslos — wird es nach vollzogener Ausstoßung der Wirkung der erhöhten Temperatur ausgesetzt, so wird zwar die Entwicklung veranlaßt, ihr Verlauf ist aber ganz unregelmäßig.

Diese schon an und für sich recht interessante Beobachtung ist noch in anderer Hinsicht von großer Bedeutung. Es wurde nämlich schon früher (1901) von Delage (41 a) festgestellt, und später von Wilson (211) bei der Untersuchung des Nemertinen *Cerebratulus* bestätigt, daß man auch die normale Befruchtung, und zwar sogar der kernlosen Eifragmente, nur in bestimmten Reifungsstadien erreichen kann. Nun hat sich aus den Versuchen von Lillie ergeben, daß die am besten zur Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese geeignete Periode eben ungefähr derjenigen entspricht, in welcher auch die Befruchtung am besten gelingt.

Lillie stellte ferner fest, daß die entwicklungserregende Wirkung der erhöhten Temperatur durch Behandlung der Eier mit KCN-haltigem Seewasser verstärkt werden kann. Wenn man nämlich die Eier vor der Erwärmung oder nach der momentanen Erwärmung auf einige Stunden in Seewasser überträgt, welches gleichzeitig eine $^{m}/_{2000}$ KCN-Lösung darstellt, so ist dann die Anregung zur künstlichen Parthenogenese am stärksten und die dadurch hervorgerufene Entwicklung so regelmäßig wie nach der Befruchtung durch Spermatozoen.

Seinen Beobachtungen gibt R. S. Lillie folgende Deutung: Da die parthenogenetische Entwicklung eines unbefruchteten Seesterneies sich durch bloße momentane Erwärmung herbeiführen läßt und alle Vorgänge, welche die Entwicklungserregung begleiten, am besten in Abwesenheit von Sauerstoff verlaufen, mit anderen Worten den Charakter der anaërobiotischen Prozesse aufweisen, so glaubt Lillie daraus schließen zu können, daß die chemischen Reaktionen, welche der Entwicklungserregung zugrunde liegen, hauptsächlich auf Reduktionen beruhen. Im Anschluß an die Erörterungen von Mathews ist Lillie der Ansicht, daß die Astrosphärenbildung, welche stets die Entwicklungserregung begleitet, als Aeußerung dieser Reduktionsvorgänge zu betrachten ist. Die momentane Temperaturerhöhung hat zur Folge, daß dadurch die Reduktionsvorgänge beschleunigt werden und infolge dessen sowohl die Astrosphärenbildung als die Entwicklung überhaupt richtig in Gang gesetzt wird.

Die hier auseinandergesetzte Interpretation der entwicklungserregenden Momente, welche Lillie seinen Versuchen gibt, steht in

schroffem Gegensatz zu der von Loeb aufgestellten Hypothese, und zwar hinsichtlich der Auffassung derjenigen chemischen Prozesse, welche der Entwicklungserregung zugrunde liegen. Während Loeb aus seinen Versuchen den Schluß gezogen hat, daß wir hier mit den Oxydationsvorgängen zu tun haben, hält Lillie dieselben Prozesse für Reduktionsphänomene.

Mir erscheinen indessen die Schlüsse, welche R. S. Lillie (116) aus seinen Versuchsresultaten ableitet, nicht vollkommen stichhaltig. Wären die entwicklungserregenden Prozesse wirklich von anaërobem Charakter, so wäre es doch schwer denkbar, daß man sie durch solche Agentien, wie Säuren, Alkalien, sauerstoffhaltige hypertonische Lösungen, Schütteln, Blutserum usw. hervorrufen könnte, und es ist doch aus zahlreichen Literaturangaben längst bekannt (s. oben), daß man das Ei gerade durch diese Mittel zur künstlichen Parthenogenese anregen kann. Die Versuchsresultate von Warburg haben doch direkt, positiv nachgewiesen, daß die Intensität der Sauerstoffabsorption sofort nach der Befruchtung, also bereits im Momente der entwicklungserregenden Reaktionen, sehr beträchtlich zunimmt. Wäre die Interpretation von R. S. Lillie richtig, so sollte man eigentlich gerade das Gegenteil davon erwarten. Im Sinne der Hypothese R. S. Lillies hat die Erwärmung hier die Aufgabe, bloß die Reduktionsvorgänge zu beschleunigen: Wäre diese Vermutung richtig, so müßte man einen Effekt der Erwärmung auch dann erwarten, wenn die Temperaturerhöhung nicht bis 35°—38° steigt. Nun ist aus den Experimenten Lillies ersichtlich, daß dies nicht der Fall ist. Auch der Koeffizient der Reaktionsbeschleunigung bei Temperaturerhöhung entspricht dem Gesetz von van't Hoff und Arrhenius nicht. — Dagegen erscheinen mir die Resultate der sehr interessanten Versuche R. S. Lillies im Lichte der Hypothese J. Loebs als ganz klar. Durch die momentane Erwärmung, welche bekanntlich die Bedeutung eines cytolytischen Agens hat, wird, vorausgesetzt, daß sie stärker ist, das Ei zur künstlichen Membranbildung angeregt. Die nachfolgende Behandlung der Eier mit KCN-haltigem Seewasser kann das Ei von dem gewissermaßen schädlichen, durch den Prozeß der Membranbildung herbeigeführten Zustand befreien (vgl. die Experimente von J. Loeb [139i]). Wir wissen aus den Versuchen Loebs, daß das Ei unter diesen Umständen sich selbst aus diesem Zustand befreien kann. Die zeitliche Aufhebung der Oxydationsvorgänge wirkt hier wie eine hypertonische Lösung auf die Eier. Nun kann gegen meine Erwägungen eingewendet werden, daß R. S. Lillie die Eier auch vor der Erwärmung mit KCN behandelte und daß sich auch bei dieser Behandlung der Effekt durchaus nicht als geringer herausstellte, als beim ersten Verfahren. Darauf kann man erwidern, daß die Experimente Loebs über die kombinierte Methode der künstlichen Parthenogenese bewiesen haben, daß man die Eier mit hypertonischer Lösung auch vor der Membranbildung behandeln kann, ohne daß in diesem Fall das Ei durch den Membranbildungsprozeß irgendwie geschädigt wird.

Kurz könnte man die Ergebnisse dieser Versuche in folgender Weise zusammenfassen: Lillie (116) hat bei *Asterias* durch Erhöhung der Temperatur die künstliche Parthenogenese hervorgerufen und dabei festgestellt, daß die Entwicklung regelmäßiger verläuft, wenn die Eier mit KCN-haltigem Seewasser behandelt werden. Die Temperaturerhöhung ruft meiner Ansicht nach eine oberflächliche Cytolyse hervor, die sich morphologisch als Membranbildung äußert.

Dadurch ist die Entwicklungserregung herbeigeführt und der Verlauf der Entwicklung ist durch die Wirkung von KCN-haltigem Seewasser, mit anderen Worten durch temporäre Aufhebung der Oxydationsvorgänge in richtige Bahnen gebracht.

In neuester Zeit hat R. S. Lillie (122a) festgestellt, daß die Wirkung von KCN-haltigem oder hypertonischem Seewasser durch anästesierende Flüssigkeiten (Ethyl-Aether, Ethyl-Urethan-Chloralhydrat, Chloreton und verschiedene Alkohole) ersetzt werden kann, und zwar müssen diese Flüssigkeiten in der Konzentration verwendet werden, welche eine anästesierende Wirkung ausübt (Kontrollversuche mit *Arenicola*-Larven). Die Wirkung dieser Flüssigkeiten soll die Permeabilität der oberflächlichen Eischichte herabsetzen und auf diese Weise anticytolytisch wirken.

c) Versuche an Mollusken.

Das Verdienst gezeigt zu haben, daß dieses Material für die Erforschung der künstlichen Parthenogenese geeignet ist, gebührt v. Kostanecki (96), der im Jahre 1902 die Eier von *Mactra* durch Anwendung der Loebschen osmotischen Methode zur Furchung anregte. Die Experimente Kostaneckis wurden eigentlich in rein morphologischer, resp. cytologischer Richtung geführt. Sie verdienen jedoch auch vom Standpunkte der Entwicklungsphysiologie und des Problems der entwicklungserregenden Faktoren Beachtung. Im Seeigel hatten wir vor uns den Vertreter jener Gruppe von Tieren, deren Eier im Eierstock reifen, so daß schon reife Eier aus der Gonade ausgeschieden werden. Die Eier der Seesterne reifen dagegen erst nach der Ablage im Seewasser und können erst nach vollzogener Reifung befruchtet werden. Im Gegensatz dazu gehört *Mactra* zu jenen Tiertypen, bei welchen die Reifung des Eies erst nach dem Eindringen des Spermatozoons beginnt. Solange das Spermatozoon in das Ei nicht eingedrungen ist, findet die Ausstoßung der Richtungskörperchen nicht statt, auch wenn das Ei unbegrenzt lang im Seewasser liegen bleibt. In der Regel dringt also das Spermatozoon nicht in das reife Ei ein, sondern in den Ovocyt I. Ordnung.

Nun ergab sich aus den Versuchen von Kostaneckis (96—102) zum ersten Mal, daß bei diesem Typus der Tiere, bei welchem das Spermatozoon die Anregung nicht nur zur Furchung, sondern zur Reifung gibt, diese Wirkung desselben durch die die künstliche Parthenogenese veranlassenden Mittel ersetzt wird. In unreifen Eiern, welche einige Stunden in hypertonischem Seewasser belassen wurden, kam es nach Uebertragung in gewöhnliches Seewasser zur Ausstoßung der Richtungskörperchen wie dies gewöhnlich nach der Befruchtung geschieht.

Eine andere in physiologischer Hinsicht wichtige Tatsache, welche bei den Eiern von *Mactra* durch v. Kostanecki nachgewiesen wurde, ist die Erhebung der Befruchtungsmembran nach der Behandlung der Eier mit hypertonischer Lösung. Wir haben gesehen, daß hypertonische Lösungen allein bei keinem anderen Tier die Membranbildung veranlassen. Leider ist es bisher nicht gelungen, die schädliche Nebenwirkung des Membranbildungsprozesses ganz auszuschalten.

In der weitaus überwiegenden Mehrzahl der von v. Kostanecki in mehreren Saisons ausgeführten Versuche haben sich die Eier entweder überhaupt ohne Furchung bis zu schwimmenden Larven entwickelt, oder aber es ging die Furchung anormal vor sich und die Keime starben sehr frühzeitig ab. So interessant auch diese Er-

scheinung in cytologischer Hinsicht ist, so bildet sie dennoch einen Beweis, daß es nicht gelungen ist, eine gewisse Schädigung der Eier bei diesen künstlichen Mitteln zu vermeiden[1]).

J. Loeb (139 1) erzeugte ebenfalls durch hypertonische Lösungen künstliche Parthenogenese bei *Lottia gigantea* und es gelang ihm mit Hilfe dieser Methode schwimmende Larven zu gewinnen. So weit entwickelten sich aber die Eier nur in ganz seltenen Fällen, sie starben gewöhnlich früher ab. In physiologischer Hinsicht wurde dabei die frühere von Loeb bei seinen Echinidenversuchen gemachte Beobachtung auf die Mollusken ausgedehnt, daß hypertonische Lösungen sich nur in Sauerstoffanwesenheit bei gleichzeitiger Einwirkung von OH-Ionen als wirksam erweisen.

d) Versuche an Insekten und Wirbeltieren.

Bisher waren außer den bereits besprochenen Tiergruppen nur einige fragmentarische Versuche an Insekten und Wirbeltieren gemacht. Bezüglich der ersteren gibt es meines Wissens bisher nur die Arbeiten von Tichomirow (204, 205, 205 a), die ich oben bei der Geschichte der künstlichen Parthenogenese erwähnt habe (vgl. p. 805). Die Versuchsergebnisse von Tichomirow könnten derart gedeutet werden, wie Loeb die durch Schütteln hervorgerufene Parthenogenese erklärt hat (vgl. p. 852).

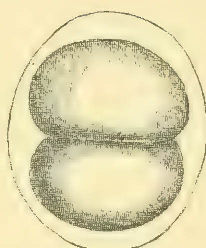
Mehr Beachtung verdienen die an Wirbeltieren angestellten Versuche, besonders die von Bataillon (8—17), bei denen wir wenigstens kurz verweilen wollen. Dieser Forscher behandelte mit Salz- und Zuckerlösungen die unbefruchteten Eier vom Frosch (*Rana fusca*) und vom Neunauge (*Petromyzon Planeri*) und es gelang ihm auf diese Weise, die Anfangsstadien der Entwicklung hervorzurufen. Die Furchung ging jedoch nicht regelmäßig vor sich; ich reproduziere hier in Fig. 257—267 die Furchungsstadien von Petromyzon nach Bataillon, aus welchen die Unregelmäßigkeit des Entwicklungsverlaufes zu ersehen ist. In der Entwicklung trat spätestens im Blastulastadium ein Stillstand ein. Der Verfasser hebt hervor, daß mehrpolige Mitosen hier sehr oft vorkommen und er glaubt, diese Erscheinung mit der begrenzten Dauer der Entwicklung in Zusammenhang bringen zu dürfen. Ich stimme der Ansicht des Verfassers vollkommen bei, daß man nach den Versuchen Boveris (28) besonders aber Brachets (29, 30) und Herlants (76) diesen Verlauf der Karyokinese als für das Ergebnis der Entwicklung sehr schädlich betrachten muß, nur scheint es mir, daß er schon sekundär auftritt und dadurch veranlaßt ist, daß die Eier durch den Einfluß der angewandten Flüssigkeiten in anormalen Zustand versetzt wurden. Dieser anormale Zustand scheint mir auch den Degenerationsprozessen, welche sich bald einstellen, zugrunde zu liegen.

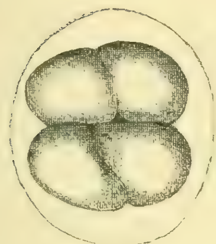
In der oben geschilderten Experimentenserie hat sich Bataillon (9—10) der Methoden bedient, welche früher für niedere Tiere von anderen Autoren verwendet worden sind. Die große Bedeutung, welche den Veränderungen des osmotischen Druckes für die Entwicklungsvorgänge zukommt, hebt Bataillon (8) mit Recht hervor. Es ist jedoch auch hier, wie bei niederen Tieren, nicht gelungen, mit Hilfe dieser Methode eine treue Nachahmung des Befruchtungsprozesses durch Spermatozoen zu gewinnen.

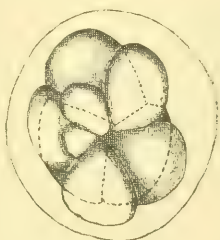
1) Es ist beachtenswert, daß bei diesem Tier künstliche Befruchtung eine Entwicklung veranlaßt, welche manchmal ebenfalls von dieser Anomalität nicht frei ist; die Entwicklung kann hier auch ohne Zellleibsteilung verlaufen.

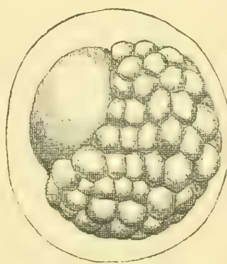

Fig. 257.

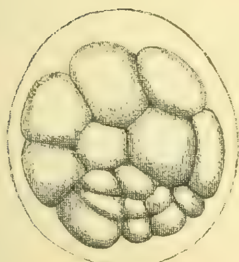

Fig. 258.

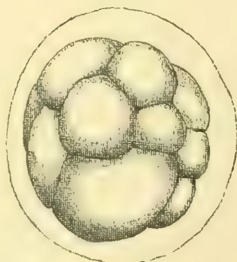

Fig. 259.

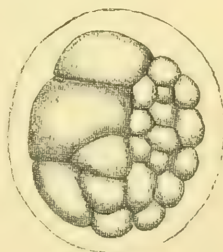

Fig. 260.

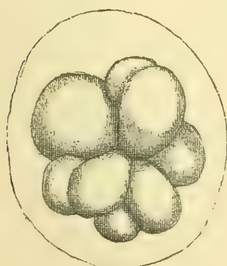

Fig. 261.


Fig. 262.


Fig. 263.


Fig. 264.


Fig. 265.


Fig. 266.

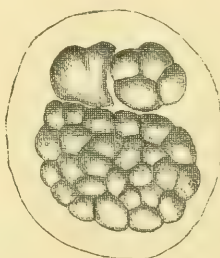

Fig. 267.

Fig. 257—267. Die künstlich hervorgerufene parthenogenetische Furchung von *Petromyzon Plancri.* Nach BATAILLON (8).

Als ein wesentlicher Fortschritt muß die neue, vor einigen Jahren zum erstenmal veröffentlichte Methode von Bataillon (12) betrachtet werden, in welcher es dem genannten französischen Forscher gelungen ist, durch mechanische Verletzung des Eies eine regelmäßige weit vorgeschrittene Entwicklung des Froscheies zu gewinnen. Das Verfahren von Bataillon (12—19) beruhte darauf, daß er die Eier von *Rana fusca, Bufo vulgaris, Bufo calamita, Pelobates punctatus*, welche dem Eierstock in steriler Weise entnommen wurden, mit einer Glas-, Manganin- oder Platinnadel anstach, so daß ganz kleine Extraovate an der verletzten Stelle entstanden. Nach $^3/_4$ Stunden begann die gewöhnliche Rotation des Eies, welches sich wie nach der Befruchtung mit seiner dunklen Hemisphäre nach oben, mit der weißen nach unten orientierte. Nach 4 Stunden (bei 15^0 Temperatur) begann die Furchung, welche allerdings bei den meisten Eiern unregelmäßig, bei $^1/_5$ aber regelmäßig verlief.

Bataillon verdanken wir auch die cytologische Untersuchung des sich furchenden Materials. Aus diesen Studien geht wieder hervor, daß die von Delage postulierte Regulation der Chromosomenzahl nicht stattfindet. Die Sterblichkeit der sich parthenogenetisch entwickelnden Embryonen war sehr groß. Die Regulationsvorgänge hatten nur bei einem ganz kleinen Teil der Embryonen so guten Erfolg, daß sich schwimmende Larven entwickelten. Aus 10000 angestochenen unbefruchteten Eiern, welche durch diese mechanische Verletzung zur Entwicklung angeregt wurden, vermochte Bataillon (13) nur 3 Larven bis zur Metamorphose zu züchten.

Die Richtigkeit der Resultate von Bataillon wurde durch die späteren Experimente von Henneguy (70), Dehorne (39), Brachet (31, 32) und Mc Clendon (172) bestätigt.

Neuerdings erhielten Loeb und Bancroft (162) mit der Bataillonschen Methode zwei Larven, welche später die Metamorphose überstanden. Fig. 268 zeigt das Bild dieser Tiere. Die Sterblichkeit war in diesen Kulturen ebenfalls sehr groß: von 10000 angestochenen Eiern erreichten nur zwei ein so weit vorgerücktes Stadium. In beiden Fällen waren es weibliche Tiere. Fig. 269 zeigt uns einen Schnitt durch den Eierstock eines von diesen Tieren.

Bataillon (17) befaßt sich bei Besprechung seiner Untersuchungen mit der Frage, warum eigentlich der Anstich des Eies dieses so selten zur Entwicklung anregt und kommt bei der Betrachtung dieser Erscheinung zu dem Ergebnis, daß die Verletzung als solche nicht genügt, um die Embryogenese hervorzurufen. Nur diejenigen Eier beginnen sich nach Bataillon zu entwickeln, in denen die Verletzung durch „eine Einimpfung des nukleären Materials kompliziert wird". („L'embryogenèse exceptionelle implique un facteur susajouté, l'inoculation à l'œuf d'un matériel nucléaire étranger.") Die wandernden Elemente, welche auch die das Ei umgebende Gallerte passieren, können beim Anstechen des Eies in dessen Inneres durch die Operationsnadel hineingebracht werden. Durch solche Spuren von Blut oder anderen morphologischen Zellelementen, welche in das Ei eingeführt werden, kann nach Bataillon die Embryogenese veranlaßt werden. Je mehr solche Elemente sich zufälligerweise in der unmittelbaren Umgebung des Eies finden, desto häufiger werden solche Fälle der Embryogenese vorkommen.

In seinen weiteren Mitteilungen hat Bataillon (17) die unbefruchteten Froscheier durch elektrische Induktionsschläge zur künstlichen Parthenogenese anzuregen versucht. Er fand, daß diese Manipulation ganz ähnliche Resultate ergibt wie das Anstechen der Eier. Mc Clendon (172) hat die Angaben von Bataillon bestätigt. Eier, welche mit einem Strom von 10—12 Ampère 15 Sekunden lang elektrisiert wurden, orientierten sich und alle zeigten abortive Segmentation. Durch diese Prozedur allein ließ sich aber ebenfalls keine Embryogenese hervorrufen.



Fig. 268.

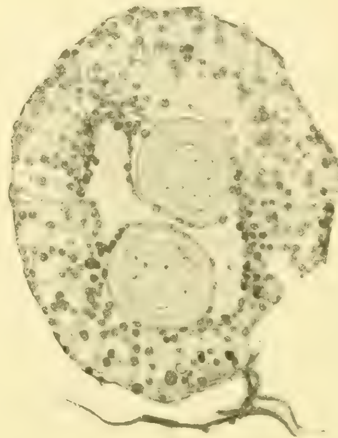


Fig. 269.

Fig. 268. Frösche. Parthenogenetisch erzeugte Exemplare. Methode der parthenogenetischen Entwicklungserregung nach E. Bataillon. Nach J. Loeb und Bancroft (162).

Fig. 269. Schnitt durch die Gonade des parthenogenetisch erzeugten Frosches. Nach J. Loeb und Bancroft (162).

Auch diejenigen Faktoren, welche fettlösend wirken, wie Chloroform, Benzol, Aether, ergaben in den Versuchen von Bataillon positive Resultate, indem die Eier sich durch diese Mittel zur ersten Entwicklung anregen ließen; dabei wurden die Eier der Befruchtung unzugänglich (infécondables) und zeigten abortive Parthenogenese.

Durch die Behandlung solcher Eier mit Blut war es möglich, schwimmende Larven zu erhalten. Die von Loeb in seinen Experimenten angewandten Prozeduren, um die zur Entwicklung angeregten Eier zur weiteren embryogenetischen Entwicklung zu veranlassen, mißlangen Bataillon vollständig. Die Eier des Frosches, welche durch Anstich, durch Induktionsströme oder fettlösende Substanzen „aktiviert" (Bataillon) wurden, konnten weder durch hypertonische Lösungen noch durch Exposition unter Bedingungen, in denen die Oxydationsprozesse aufgehoben wurden (KCN, Pyrogallat, Wasserstoffdurchströmung) in ihrer Entwicklung irgendwie weiter gebracht werden.

ι) Hypothese von Bataillon über die Entwicklungserregung der Organismen.

Bataillon (17) hat in seiner neuen Arbeit an der Hand der in seinen Forschungen gewonnenen Resultate zu dem Problem der Entwick-

lungserregung Stellung genommen. Er kommt wie J. Loeb zu dem Schluß, daß in dem Prozeß der Entwicklungserregung sich zwei Hauptphasen unterscheiden lassen. Die erste Phase, welche der Phase der Membranerzeugung bei Echiniden entspricht, nennt er Aktivierungsphase (l'activation). Diese Aktivierung zeichnet sich beim Froschei durch Orientierung der Eier, durch Unmöglichkeit der Befruchtung und abortive Segmentationserscheinungen aus. Diejenigen Vorgänge, welche in den Versuchen von Bataillon sich zur Aktivierung des Eies wirksam erwiesen haben (Anstechen, Induktionsstrom, fettlösende Substanzen), vermochten jedoch nicht die Embryogenese hervorzurufen. Das Ei also, welches unter diesen Bedingungen sich selbst überlassen ist, stirbt ab; Bataillon führt jedoch den Untergang dieser Eier nicht auf falsch verlaufende Oxydationsprozesse zurück (vgl. Loebs Anschauungen p. 818).

Soll das Ei zur Embryogenese angeregt werden, so muß es in die zweite Phase der Entwicklungserregung übergeführt werden. Diese Phase nennt Bataillon „Karyokatalyse" (caryocatalyse, accélération engendrée par une substance nucléaire étrangère). Diese Phase ist also mit demjenigen Vorgang identisch, welcher von J. Loeb als Rektifikation der bereits früher begonnenen Oxydationsvorgänge aufgefaßt wird. Nur Bataillon stellt sich diesen Prozeß anders vor, da er ihn einzig und allein durch die Einimpfung organisierten Materials in das unbefruchtete Ei veranlassen konnte, besonders durch Blut und Lymphe. Er meint, es handle sich hier um eine nukleäre Katalyse, „weil die Orientierung des Hyaloplasmas in dem eingeimpften Material erfolgt und weil sich das Gel in der Ebene des weiblichen Pronucleus wie ein Präzipitat ausbildet, was das Erscheinen des dizentrischen Teilungssystems und normale Furchung zur Folge haben kann" (17, p. 293). Diese Erklärung scheint zu hypothetisch zu sein.

Bataillon analysiert weiter die beiden Phasen der Entwicklungserregung: er stellt die oberflächliche Eicytolyse, welche Loeb bekanntlich als Grunderscheinung der ersten Phase betrachtet, in Abrede, besonders in Anbetracht des Umstandes, daß sich diese erste Entwicklungsphase durch den elektrischen Strom hervorrufen läßt. Er stützt sich weiter darauf, daß seine Experimente in trockenem Medium an Froscheiern ausgeführt wurden, daß also keine Gelegenheit zur Absorption von Wasser gegeben war, was im Sinne von J. Loeb zur Cytolyse nötig ist.

Auf Grund dieser Betrachtungen kommt Bataillon zu der Ueberzeugung, daß die Entwicklungsreize die Permeabilität des Eies steigern (vgl. R. S. Lillie), „die eliminative Reaktion hervorrufen" („provoquent une réaction éliminatrice"), welche das Eindringen der befruchtenden Elemente verhindert und einen neuen Gleichgewichtszustand (l'état d'équilibre) im Ei bewirkt.

Im Einklang mit der Bataillonschen Hypothese wäre vielleicht die von K. Białaszewicz (19, 19a) im Krakauer embryologischen Institute gemachte Beobachtung, daß im Laufe der zweiten Stunde nach der Besamung des Froscheies sein Volumen abnimmt, was durch die gleichzeitige Reduktion aller drei Achsen bewiesen wird. Das Resultat dieser Kontraktion ist die Abscheidung des Perivitellins.

Die weiteren Forschungen von Białaszewicz (19a) haben gezeigt, daß man durch Bestimmungen des osmotischen Druckes durch Ge-

frierpunktserniedrigung feststellen kann, daß sowohl beim Frosch wie beim Huhn in den ersten Tagen der Entwicklung der innere osmotische Druck stark abnimmt. BIAŁASZEWICZ (19a, p. 515) meint, „daß das unmittelbare äußere Milieu, in welchem die ganze embryonale Entwicklung verläuft, d. h. die perivitelline Flüssigkeit, kein reines Wasser ist, sondern durch die Dottermembran nicht diffundierende, gelöste, osmotische Substanzen enthält, wodurch zwischen der perivitellinen Flüssigkeit und dem umgebenden Wasser ein Druckgefälle entsteht, welches in der elastisch gespannten Dottermembran zum Ausdruck kommt“[1]).

Es unterliegt demnach also keinem Zweifel, daß nach der Befruchtung gewisse Substanzen aus dem Ei ausgeschieden werden. Ob sie jedoch für die erste Entwicklungsanregung verantwortlich gemacht werden können, bleibt bisher unentschieden.

Was wieder die zweite Phase anbelangt, so kommt BATAILLON in ihrer Interpretation zu anderen Schlüssen als J. LOEB. Er geht wieder von der Beobachtung aus, daß weder die Exposition in sauerstofffreiem Medium noch in sauerstoffhaltigen hypertonischen Lösungen die Embryogenese zu veranlassen resp. die im Ei angeregten Entwicklungsvorgänge zu rektifizieren vermochte. Diese Rektifikation konnte bloß durch Einführung eines organisierten Katalysators bewerkstelligt werden. Ferner hat BATAILLON festgestellt, daß das unbefruchtete Ei bedeutend länger in der feuchten Luft als im sauerstofffreien Medium am Leben bleibt, was wieder mit den LOEBschen Angaben nicht im Einklang zu stehen scheint. Für das Froschei kann demnach der Satz von LOEB: „Das unbefruchtete Ei ist insofern ein obligater Anaerob, als es durch seine eigenen Oxydationen zerstört wird“ — nicht gelten. Aus diesem Grunde glaubt BATAILLON, daß es sich in der zweiten Phase der Entwicklungserregung weder um spezielle Oxydationen (wenn wir mit hypertonischen Lösungen die Embryogenese hervorrufen), noch um hydrolytische Vorgänge (wenn man das Ei mit Dottermembran im sauerstofffreien Medium exponiert) handelt, sondern daß das Wesen der zweiten Phase in der Einführung eines katalytischen, kernartigen Stoffes besteht. Wenn in manchen Experimenten durch Hemmung der Teilung die Menge des Chromatins zunimmt (WILSON, HERBST), ist dieser Prozeß nicht als Folge der Wirkung des künstlichen Katalysators, sondern als autokatalytischer Vorgang aufzufassen.

Wird der osmotische Druck als einziges entwicklungserregendes Moment mit Erfolg verwendet, was bekanntlich sowohl bei niederen Tieren als bei Amphibien und Fischen der Fall war, so wird hier „in schematischer Weise“ der Eliminationsprozeß veranlaßt. Aber in der Kontraktion des Eies, welche in der hypertonischen Lösung stattfindet, liegt nach BATAILLON gleichzeitig ein Regulationsfaktor der Kernplasmarelation des Eies. Was bei der Befruchtung durch Vermehrung der Kernmasse durch Einführung neuen Kernmaterials durchgeführt wird, das geschieht hier durch Kontraktion des Protoplasmas.

Die Entwicklungserregung durch spermatozoale Befruchtung besteht also im Lichte der BATAILLONschen Hypothese in der Akti-

1) Diese für die BATAILLONsche Hypothese recht wichtigen Arbeiten von BIAŁASZEWICZ (19, 19a) hat der erstgenannte Forscher übersehen.

vierung des Eies, welche durch das Eindringen des Spermatozoons bewirkt wird. Das Wesen dieses Prozesses besteht in der Elimination, welche schon die Entwicklung auslöst, die Invasion anderer Spermatozoen unmöglich macht und dadurch das Ei vor der Polyspermie bewahrt.

Das eingedrungene Spermatozoon führt den männlichen Kern in das Eiinnere und führt hierdurch die Karyokatalyse herbei. Die Kernsubstanzmasse wird vermehrt, ein Teil des Hyaloplasmas in Gel umgewandelt, die Kernplasmarelation reguliert und dadurch die Embryogenese ausgelöst.

So haben wir die Hypothese von Bataillon über die entwicklungserregenden Momente in ihren Hauptzügen kennen gelernt.

Zu der Hypothese von Bataillon, wie zu den anderen, die ich bereits oben besprochen habe, möchte ich mir erlauben, einige Bemerkungen hinzuzufügen. Ich möchte gleich von vornherein bemerken, daß es mir fern liegt, den Wert der Bataillonschen Entdeckungen zu unterschätzen. Es scheint mir aber, daß der genannte Autor bei der Verallgemeinerung seiner Resultate zu weit gegangen ist. Bataillon bemerkt zwar in der Einleitung seiner letzten Arbeit mit Recht, daß es für Echiniden und Amphibien keine besondere experimentelle Parthenogenese gebe, sondern nur verschiedenes Material; er bleibt jedoch diesem Prinzip in seiner Arbeit nicht treu. Die Echiniden- und Amphibieneier sind in der Tat sehr verschieden; die Froscheier sind bekanntlich in eine dicke äußere Gallertschicht gehüllt und enthalten bedeutend mehr Dotter als die Echinideneier, ihre chemische Zusammensetzung und ihre physiologischen Eigenschaften sind ebenfalls recht verschieden. Aus diesen Gründen ist es mir leicht verständlich, daß die von Loeb für das marine Echinidenmaterial angewandten Methoden sich nicht direkt auf Süßwasserfroscheier übertragen lassen. Trotz dieser großen Verschiedenheit treten in unverkennbarer Weise sehr wichtige gemeinsame Züge hervor, welche für eine gewisse Einheitlichkeit des Problems sprechen. So kommt Bataillon auf Grund eigener Untersuchungen in seinen neueren Arbeiten zu dem Schluß, daß sich im Prozeß der Entwicklungserregung der Amphibieneier zwei Hauptphasen erkennen lassen: die erste Anregung zur Entwicklung und die Rektifizierung der inaugurierten Prozesse. Das ist ja eben die Ansicht, welche Loeb seit mehreren Jahren vertritt. Bataillon führt neue Namen für diese Tatsachen ein, er nennt die erste Phase „l'activation“, die zweite bezeichnet er als „caryocatalyse“.

Bei näherer Untersuchung der ersten Phase legt bekanntlich J. Loeb das Hauptgewicht auf die Oxydationsvorgänge, welche durch den Prozeß der oberflächlichen Cytolyse bei Echinideneiern hervorgerufen werden. Daß die Oxydationsvorgänge jetzt nach der Befruchtung sehr rasch und intensiv zunehmen, das ist keine theoretische Interpretation, sondern eine wissenschaftliche Tatsache, eine Tatsache, welche durch die Bestimmungen der Atmungsvorgänge für die Echinideneier von Warburg festgestellt wurde. Aber sie ist auch für die Froscheier richtig und bewiesen durch die früheren Untersuchungen von Bataillon selbst (7a, b) und von Godlewski (57, 58). Es bleibt aber noch zu entscheiden, ob oberflächliche Eicytolyse diese Oxydationsprozesse anregt oder ob die Oxydation durch gewisse Eliminationsvorgänge bewirkt wird; denn daß dieser Prozeß im Ei stattfindet, das gibt auch Bataillon zu [1]) (vgl. 17, p. 295). Nach meiner Beurteilung unterliegt

der Cytolyseprozeß bei der Membranbildung der Echiniden absolut keinem Zweifel. Die Motive, die mich zu dieser Behauptung veranlassen, habe ich bereits oben (p. 816 u. 826) erörtert. Was die Eier des Frosches betrifft, so kann ich selbstverständlich die Angabe Bataillons, daß dort keine Cytolyse stattfindet, nicht in Abrede stellen. Ich möchte nur bemerken, daß der negative Beweis, besonders wenn es sich bloß um erste Spuren der beginnenden Cytolyse handelt, recht schwierig wäre. Ob hier durch die Elimination gewisser Stoffe wirklich Oxydation veranlaßt wird, halte ich nicht für ausgeschlossen, ich glaube jedoch, daß noch weitere Beweise dafür nötig sind. Dafür, daß die Elimination gewisser Stoffe stattfindet, sprechen auch die oben (p. 860 u. 861) erwähnten von Białaszewicz (19, 19a) festgestellten Tatsachen der Volumabnahme des Eies und Verminderung seines osmotischen Druckes. Allerdings ist nach meiner Beurteilung die Allgemeingültigkeit der Eliminationshypothese auch für andere Untersuchungsobjekte vorläufig nicht anzunehmen. Sicher dagegen bleibt es, daß das Wesen der ersten Phase in der Einleitung der Oxydationsvorgänge besteht, mögen sie bei Amphibien durch Elimination gewisser hemmender Stoffe, wie z. B. durch Verletzung des Eies, durch lipoidlösende Stoffe und Induktionsschläge, oder bei Echiniden durch oberflächliche Cytolyse veranlaßt werden.

Was die zweite Phase der Entwicklungserregung betrifft, die Bataillon als Karyokatalyse bezeichnet, so war es auch hier wieder kaum zu erwarten, daß diese Rektifikation durch dieselben Faktoren beim Froschei wie beim Echinidenei zustande komme. Die Befreiung des Eies von den letzten Sauerstoffspuren ist, wie meine Untersuchungen nachgewiesen haben (57, 58) und was Bataillon zugibt, äußerst schwer. Die Gallerte bietet hier besonders große Hindernisse und wenn man noch berücksichtigt, daß die Froscheier in der Ausnützung des Sauerstoffes sehr wenig von dem Partialdrucke desselben (57, 58) abhängig sind, so ist es leicht verständlich, daß man für dieses Material diese Methode sehr schwer anwenden kann. Aber es erscheint auch nicht unmöglich, daß bei völliger Ausschließung des Sauerstoffzutrittes von außen die Froscheier intramolekular atmen können.

Was die hypertonischen Lösungen betrifft, so wären hier längere Versuche bezüglich der Konzentration nötig, welche sowohl die Expositionszeit als auch die Konzentration und die Verschiedenheit des Materials berücksichtigen. Wie häufig wollen die Versuche mit der Hervorrufung der Parthenogenese nicht gelingen und doch liegt die Schuld nur daran, daß man die richtige Methode nicht gefunden hat. Wenn ich bei der Besprechung des Loebschen Verfahrens hervorgehoben habe, daß in seiner Methode dieser zweite Akt der Entwicklungserregung noch nicht ganz aufgeklärt ist und noch weiterer Forschungen bedarf, so gilt dasselbe auch für Bataillons Karyokatalyse. Von der Autokatalyse hat bereits Loeb (155) gesprochen, es scheint mir aber nötig, daß in dieser Hinsicht noch weitere Versuche eingestellt werden, um das Vorhandensein dieser Erscheinung hier zu beweisen und eventuell den Charakter und Verlauf dieses Vorganges aufzuklären. Ob es sich um enzymatische Regulationsprozesse, welche mit der Oxydation zu tun haben, handelt, oder ob andere Vorgänge im Spiele sind, das erklärt auch die

---

1) „C'est indirectement, et par suite de l'épuration, que les oxydations sont accélérées.“

Bataillonsche Hypothese nicht. Ich bedaure auch, daß die cytologischen Forschungen von Bataillon nicht genauer geschildert und nicht durch Abbildungen bekräftigt sind. Besonders in bezug auf den karyokatalytischen Prozeß der Einimpfung der organisierten Elemente in die Eier wären sie gewiß sehr erwünscht.

Obschon ich in vielen Punkten mit der Interpretation der Bataillonschen Entdeckungen nicht übereinstimme und besonders seine Verallgemeinerungen über das Maß des Zulässigen mir hinauszugehen scheinen, so glaube ich doch, daß seine Betrachtungen eine wesentliche Erweiterung unserer Kenntnisse auf dem Gebiete der Entwicklungserregung bilden.

Als parthenogenetisch haben in neuerer Zeit G. und O. Hertwig die Froschlarven bezeichnet, welche sie durch Behandlung der Froscheier mit radiumbestrahlten Spermatozoen erhalten haben. Ich kann der Interpretation von Hertwigs absolut nicht zustimmen, da ich diese Larven als thelykaryotisch aber nicht parthenogenetisch betrachte. Deswegen bespreche ich die Resultate von Hertwig bei der Bastardbefruchtung (s. unten).

ϰ) Zusammenfassung der Experimentalergebnisse über den Entwicklungsreiz und Schlußfolgerungen.

In dem Kapitel über die entwicklungserregenden Momente habe ich zuert den Prozeß des morphologischen Verlaufes der Befruchtung geschildert und darauf hingewiesen, daß wir auf Grund morphologischer Untersuchungen keineswegs zur Lösung der Frage nach der Ursache der Entwicklung gelangen können. Ich habe weiter die zur Zeit ihrer Aufstellung sehr gut begründete Hypothese von Boveri erwogen, welcher die Meinung vertrat, daß die Eizelle alle zur Entwicklung nötigen Apparate besitzt mit Ausnahme des aktiven Zentrosoms, das als Teilungsapparat der Zelle dient. Diese Hypothese war eigentlich auf der Voraussetzung aufgebaut, daß Zentrosomen nur aus Zentrosomen entstehen können. Da das Eizentrosoma, welches noch bei der Reifungsteilung tätig war, zugrunde gegangen sein soll, vermag sich das Ei ohne diesen Teilungsapparat nicht mehr zu entwickeln. Die Befruchtung stellt den Prozeß dar, in welchem das Ei durch das Spermatozoon zur Bildung des Teilungsapparates angeregt wird. Dadurch ist im Sinne der BovERIschen Hypothese das Ei teilungs- und entwicklungsfähig geworden.

Ich habe in meinen weiteren Erörterungen darauf hingewiesen, daß diese Hypothese auf Grund der neueren Forschungsergebnisse und besonders im Lichte der neuen Forschungen über künstliche Parthenogenese unzulänglich erscheint. Die Geschichte dieser Erscheinung, deren Erforschung durch Studien aus dem letzten Dezennium ermöglicht wurde, beweist, daß hier besonders die Arbeiten J. Loebs zur Ermittlung der Entwicklungserregung beigetragen haben.

Das klassische Material bildeten hier die Echiniden; die Morphologie der Entwicklung dieser Tiere haben wir kennen gelernt. Ich bin in meinen Erörterungen dem Gedankengang J. Loebs gefolgt, der sich die Aufgabe gestellt hat, die Nachahmung des Befruchtungsprozesses künstlich durchzuführen und dadurch diese entwicklungserregende Erscheinung in ihren einzelnen Faktoren einer gründlichen

Analyse zugänglich zu machen. Wir haben gesehen, daß die osmotische Methode keine vollständige Nachahmung des Befruchtungsprozesses bildet. Die Entwicklung dauert auch dabei nicht lange, und der Stillstand in derselben muß auf eine Schädigung der Eiorganisation durch die entwicklungserregenden Reagenzien zurückgeführt werden.

Erst späteren Untersuchungen von Loeb (1905) ist es gelungen, eine vollständige Nachahmung des Befruchtungsprozesses künstlich zu schaffen. Die Forschungen Loebs und seiner Schule haben bewiesen, daß die Entwicklungserregung bei den Echiniden aus zwei Akten besteht: der erste äußert sich durch die Membranbildung und kann durch ungefähr alle cytolytisch wirkenden Substanzen resp. Mittel veranlaßt werden. Es ist charakteristisch, daß alle diese Substanzen sich durch geringe Oberflächenspannung auszeichnen (Heilbrunn). Der Prozeß der Membranbildung bei den Echiniden beruht auf einer Cytolyse, die sich an der Oberfläche des Eies abspielt und die wahrscheinlich mit der Herabsetzung der Oberflächenspannung im Zusammenhang steht. Im Spermatozoon soll sich ein besonderer Stoff befinden, welcher den Prozeß der Membranbildung veranlaßt. Er wurde von Robertson sowohl aus dem Blutserum als auch dem Sperma isoliert und als Oocytin bezeichnet. Das Oocytin hat nicht enzymatischen Charakter (Robertson). Der Prozeß der Membranbildung selbst kann auch in Abwesenheit von Sauerstoff verlaufen, die Prozesse, die sich also während der Membranbildung abspielen, sind keine Oxydationsvorgänge.

Die Membranbildung begleitet die im Ei sich abspielenden inneren Veränderungen, welche dem Ei die erste Entwicklungsanregung verleihen. Durch diese Veränderungen, die im Ei während der Membranbildung stattfinden, werden zuerst die Oxydationsprozesse ausgelöst, die jedoch in unrichtigen Bahnen verlaufen (J. Loeb), und wenn sie nicht rektifiziert werden, so geht das Ei an Cytolyse zugrunde. Daraus ist ersichtlich, daß die künstliche Membranbildung eine das Ei schädigende Nebenwirkung hat, welche erst beseitigt werden muß, wenn sich das Ei weiter normal entwickeln soll.

Nun beginnt der zweite Akt des Prozesses, nämlich die Befreiung des Eies von dem schädlichen Zustand, in welchen es durch Membranbildung versetzt worden ist. Wir verfügen bisher über zwei Mittel, die den weiteren Entwicklungsvorgang in richtige Bahnen zu bringen vermögen. Das erste besteht in der temporären Aufhebung der Oxydationsvorgänge (KCN-Wirkung, Sauerstoffbeseitigung), das andere in der Behandlung der Eier mit sauerstoffhaltigen hypertonischen Lösungen. Im ersteren Fall wird dem Ei Zeit gegeben, sich aus diesem Zustand selbst zu befreien; im letzteren wird wahrscheinlich der Verlauf der Oxydationsvorgänge auf eine bisher unerforschte Weise qualitativ reguliert oder es werden dadurch gewisse schädliche Substanzen im Ei vernichtet.

Nach R. S. Lillie findet in der ersten Phase der Entwicklungserregung Steigerung, in der zweiten Herabsetzung der Permeabilität der oberflächlichen Eischichte statt.

Wir haben gesehen, daß der Prozeß der Membranbildung selbst auch ohne Sauerstoffanwesenheit verlaufen kann. Bald darauf beginnen aber im Ei die Oxydationsvorgänge, welche jedoch ohne nachfolgende Regulation das Ei zugrunde richten. Nach erfolgter Regulierung dienen sie dazu, die Synthese des Protoplasmas zu

Kernsubstanz resp. die Organisation des Materials für Kernsubstanz, welches im Protoplasma enthalten ist, zum Kernapparat durchzuführen. Das Wesen der Entwicklung beruht eben in dem normalen Verlauf dieses Prozesses.

Die Analyse der künstlichen Hervorrufung der Entwicklung dient uns als Grundlage zur Aufstellung von Hypothesen über das Wesen des Befruchtungsvorgangs. Loeb stellt hier die sogenannte Lysintheorie auf, nach welcher die Spermatozoen zwei besondere Stoffe enthalten, von denen der eine die Anregung zur Entwicklung geben, die Membranbildung hervorrufen und die Oxydationsvorgänge in Gang setzen soll. Den Forschungen von Robertson ist es gelungen, diesen Stoff aus dem Sperma zu isolieren, er entspricht vollkommen dem Oocytin des Blutserums. Der andere Stoff bildet eine Art von Oxydase und reguliert qualitativ die ausgelösten Oxydationsvorgänge.

Die von uns in der Literatur gehaltene Umschau, die Uebersicht über die von Loeb, Delage, Lefèvre, Kostanecki, Bataillon, Lillie u. a. an verschiedenen Tiergruppen angestellten Versuche hat viele Argumente für die Richtigkeit der Loebschen Hypothese der Entwicklung geliefert, und ich muß gestehen, daß ich in der Literatur keine einzige bisher beschriebene Tatsache finde, welche wirklich gegen die Hypothese von Loeb spräche. Allerdings müssen gewisse Modifikationen der Hypothese vorgenommen werden. Bei Asteriden übt in der Mehrzahl der Fälle die Membranbildung keinen oder nur einen geringen schädigenden Einfluß auf die sich entwickelnde Substanz aus, so daß dort die nachträgliche Regulierung in der Mehrzahl der Fälle entbehrlich ist. Jedoch haben wir aus den Experimenten Lillies ersehen, daß, wenn durch Temperatureinwirkung die Membranbildung künstlich hervorgerufen wurde, die temporäre Aufhebung der Oxydationsvorgänge oder die Einwirkung narkotischer Mittel hier den regulierenden Einfluß ausübt. Ich habe mich bemüht, die Kritik der Ansichten von M. Fischer und Ostwald und die Kritik der Anschauungen von Delage über künstliche Parthenogenese in möglichst objektiver Weise durchzuführen, und glaube nachgewiesen zu haben, daß diese Ansicht in vielen Punkten nicht stichhaltig sind und meiner Meinung nach aufgegeben werden müssen.

Durch die wichtigen Forschungen von Bataillon, dem wir die Erweiterung des ganzen Problems auf Wirbeltiere verdanken, ist es wahrscheinlich gemacht worden, daß die Auslösung der Oxydationsvorgänge (erste Phase der Entwicklungserregung) bei Wirbeltieren auf der Elimination gewisser hemmenden Substanzen beruht.

Wie hoch ich auch namentlich die Hypothese von J. Loeb stelle, mit welcher auch die neuen Tatsachen aus dem Gebiete der heterogenen Kreuzung und des Antagonismus fremdartigen Spermas sehr gut übereinstimmen, so kann ich dennoch nicht umhin, anzudeuten, daß die Arbeit noch nicht am Ziele ist. Die wichtigste Lücke ist nach meinem Erachten die ungenügende Erklärung der Aktion, durch welche die Oxydationsvorgänge reguliert werden, und worauf diese Regulation beruht. Bei der künstlichen Nachahmung der Entwicklungsauslösung ist besonders der Einfluß der hypertonischen Lösungen nicht ganz klar, auch bei der Befruchtung durch den Samenfaden ist die Aktion dieses bisher nicht isolierten Stoffes noch zu ermitteln. Das Studium der Oxy-

dationsvorgänge (WARBURG, LOEB und WASTENEYS) hat in quantitativer Hinsicht keinen Einfluß dieser Regulierung nachgewiesen. Aber trotzdem besteht eine Regulierung ganz zweifellos. Es muß sich hier um gewisse für verschiedene Tierarten ganz spezifische Stoffe handeln, welche nur selten in fremdartigen Spermatozoen enthalten sind. Ihr Einfluß muß die chemischen, sich im Ei abspielenden Prozesse qualitativ beeinflussen; wie das aber geschieht, wie diese Vorgänge sich vollziehen, um die Organisation des regelmäßig anwachsenden Kernapparates zu bewirken, das muß erst durch künftige Forschungen näher aufgeklärt werden. Auch BATAILLON ist die genauere Aufklärung der zweiten Befruchtungsphase nicht gelungen.

Der Forschungsweg muß hier sowohl durch morphologische Studien als auch durch Untersuchung der chemischen Reaktionen, des Stoff- und Gaswechsels angebahnt werden. Nur eine Vereinigung aller dieser Untersuchungsmethoden kann ersprießliche Resultate zeitigen.

3. Kreuzung und heterogene Befruchtung.

a) Begriff der Kreuzungserscheinung.

Den Begriff der Kreuzung habe ich in einem der vorhergehenden Kapitel bereits auseinandergesetzt (vgl. p. 788); wir haben gehört, daß im weitesten Sinne des Wortes von der Kreuzung überall gesprochen werden kann, wo nicht Selbstbefruchtung oder wenigstens Inzucht stattfindet. Bei der Kreuzung entsteht demnach die neue Generation nicht als streng kontinuierliche Fortsetzung genau derselben lebendigen Substanz, sondern es ist hier stets etwas von fremder lebender Materie beigemischt — und diese Kombination bildet den Ausgangspunkt für die Entwicklung der Tochtergeneration. In diesem weitesten Sinne des Wortes wird jedoch der Begriff der Kreuzung nur selten gebraucht. Unter der Kreuzung wird gewöhnlich derjenige geschlechtliche Zeugungsvorgang verstanden, an welchem sich zwei sich voneinander beträchtlich unterscheidende Tierformen beteiligen. Die Differenzen zwischen den beiden Eltern können entweder von morphologischer oder physiologischer Natur sein. Sie können entweder den Rang der Rassen-, der Arten-, der Gattungen-, Familien- oder sogar Klassenmerkmale haben. Im letzten Fall sprechen wir von heterogener Kreuzung (J. LOEB). Es ist hinlänglich bekannt, daß die Kreuzung nicht in jeder Kombination ausführbar ist. In dieser Hinsicht kommen mehrere Momente in Betracht. Bei denjenigen Tieren, bei denen die Begattung mit gleichzeitiger Einführung des Spermas in die weiblichen Geschlechtsorgane der eigentlichen Befruchtung vorangeht, ist oft die Organisation der Begattungsorgane derartig, daß die Kreuzung fernstehender Arten unmöglich ist. Bei denjenigen Typen dagegen, welche eine äußerliche Befruchtung kennzeichnet, liegt es in der Natur der Geschlechtselemente selbst, daß sie miteinander wenigstens unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht kopulieren.

Diese beiden Faktoren müssen etwas genauer besprochen werden.

Was die Unmöglichkeit der Begattung anbetrifft, so bildet oft die Differenz in der Größe verschiedener Arten, in der Größe der Begattungsorgane ein Hindernis, welches die Kopulation ausschließt.

Es erhebt sich die Frage, ob bei künstlicher Besamung die Kreuzungszeugung nicht doch möglich wäre. Auf diesem Gebiete wurde bisher nicht viel gearbeitet; in Anbetracht der Beschaffenheit der Geschlechtselemente verschiedener Arten sind theoretisch wenigstens die Chancen nicht sehr groß. Ich habe die Methode von Iwanoff welcher solche Kreuzbesamungen studiert hat, schon in einem der vorhergehenden Kapitel (vgl. p. 529 u. 780) besprochen. Er gibt an, daß er mit dieser Methode die Kreuzung von Hausente und türkischer Ente erzielt hat, ferner daß er einen Bastard der weißen Maus und der weißen Ratte erhielt, den er aber nicht beschreibt. Ich glaube, daß diese Versuche unbedingt noch einer Nachprüfung und Bestätigung bedürfen. Wenn es jedoch auch in der Tat gelänge, die Schwierigkeiten, welche mit der organischen Konstitution der Begattungsorgane verbunden sind, zu überwinden, so begegnet man bei der Kreuzung noch größeren Hindernissen, welche direkt von der Beschaffenheit der Geschlechtselemente abhängen.

Wenn man die bisherige Literatur über die Bastardierung überblickt, so fällt es sofort auf, daß die Kreuzungsfähigkeit und die morphologischen Differenzen der Tiertypen in keinem Zusammenhang stehen. Man könnte z. B. erwarten, daß, wenn sich zwei Species kreuzen lassen, die Bastardierung der Rassen innerhalb einer von diesen Species noch leichter sein dürfte. Das ist aber nicht immer der Fall. So hat H. Vernon (207) auf Grund seiner Kreuzungsversuche an Echiniden nachgewiesen, daß die Kreuzung in der Kombination *Echinus* ♀ — *Strongylocentrotus* ♂ sehr leicht und gut gelingt, während die Fruchtbarkeit der Kombination von zwei Varietäten der sich nur durch ihre Farbe unterscheidenden *Sphaerechinus*-Species beträchtlich geringer ist. Auffallend ist weiter, daß in einer und derselben zur Kreuzung verwendeten Artenkombination die Fruchtbarkeit davon abhängen kann, welche von beiden Arten als Vater und welche als Mutter fungiert. Ich habe mehrmals Gelegenheit gehabt zu erfahren, daß man bei der Kombination *Strongylocentrotus* ♂—*Echinus* ♀ bis 100 Proz. Plutei erhält, daß dagegen bei umgekehrter Kombination nur wenige Eier befruchtet werden und die Embryonen eine stark herabgesetzte Entwicklungsfähigkeit aufweisen.

Es ist interessant, wie bei den Bastarden Befruchtung und erste Entwicklungsphasen verlaufen. Den normalen Verlauf der Befruchtung haben wir bereits kennen gelernt (vgl. p. 795 u. ff.), und wenn man die Befruchtung bei den verschiedensten Kreuzungskombinationen untersucht, so sind oft keine auffallenden Unterschiede gegenüber dem normalen Befruchtungsgang feststellbar. Jedoch bald darauf, wenn die Entwicklung beginnt, verhält sich die Zusammensetzung des Furchungskernes oft wesentlich verschieden. Von größter Wichtigkeit auf diesem Gebiete sind die Forschungsresultate von F. Baltzer (3), welcher cytologisch die ersten Stadien der Kreuzkulturen untersucht hat. Der genannte Forscher hat zuerst (1909) festgestellt, daß die einzelnen Chromosomen von verschiedenen Echinidenspecies sich voneinander durch ihre Länge und Gestalt unterscheiden lassen. Dieselbe Tatsache wurde bei Echiniden bereits früher von Tennent (202), bei den Fischen, *Fundulus*, von Moenkhaus (173) nachgewiesen. Alle hier aufgezählten Autoren konnten in dem kreuzbefruchteten Ei die Chromosomen von beiden Partnern unterscheiden. Nun hat Baltzer festge-

stellt, daß in manchen Kreuzungskombinationen, z. B. *Sphaerechinus* ♀—*Strongylocentrotus* ♂, alle Chromosomen, sowohl diejenigen von der Mutter, wie auch vom Vater in der Entwicklung mitgeführt werden, dagegen wird eine Anzahl von Chromosomen in der Kombination *Strongylocentrotus* ♀—*Sphaerechinus* ♂ während der ersten zwei Karyokinesen aus dem normalen Teilungsvorgang des Kernes ausgeschieden, und diese Chromosomen bleiben im Protoplasma liegen. Dieser Vorgang wurde von Baltzer als Elimination bezeichnet. Auch in der Kombination *Arbacia* ♀—*Sphaerechinus* ♂ hat Baltzer den Eliminationsprozeß von 18 Chromosomen konstatiert, und er kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Schluß, daß alle diese eliminierten Chromosomen mit großer Wahrscheinlichkeit väterlichen Ursprungs sind. Von den mütterlichen Chromosomen werden allem Anschein nach keine Chromosomen eliminiert. Mit der Tatsache der Chromosomenelimination steht im besten Einklang der Befund, daß die Kerne der Bastarde kleiner als diejenigen der reinen Kulturen sind.

Wenn man nach der physiologischen Ursache des ganzen Eliminationsprozesses fragt, so ist an erster Stelle die Meinung von Baltzer zu zitieren, nach welchem dieser Prozeß darauf zurückzuführen ist, „daß sich die Tochterchromosomen, in welche sich die Elemente spalten, nicht voneinander lösen können" (Baltzer 5, p. 529). Was aber diese Spaltung stört, ist aus den Baltzerschen Studien noch nicht zu ersehen.

Von Bedeutung scheint mir hier die neueste Arbeit von J. Gray (64 a) zu sein, welcher nachgewiesen hat, daß die Chromosomenelimination auch in reinen Kulturen von *Echinus acutus* stattfindet, wenn die Keime in stark hypertonischen Lösungen kultiviert werden. Es drängt sich hier die Vermutung auf, daß vielleicht die verschiedenen osmotischen Verhältnisse, welche das fremdartige Spermatozoon im Ei herbeiführt, den Anlaß zur Elimination geben.

b) Heterogene Kreuzung.

Nach diesem Exkurs in die Befruchtungsphänomene bei der Kreuzung kehren wir zu dem Problem der Möglichkeit des Eindringens von fremdartigen und fremdklassigen Spermatozoen in die Eier zurück. Wir haben gesehen, daß das Eindringen fremdartiger Spermatozoen in die Eier in vielen Fällen beobachtet wurde. Wie ist es mit fremdklassigen Samenfäden? Hier kann als Regel festgestellt werden, daß in der Natur die Befruchtung zwischen zwei Tierklassen sich nicht vollzieht, da die Spermatozoen in die Eier fremder Tierklassen nicht eindringen. Es wäre interessant, zu entscheiden, was für Momente es sind, die eine solche „heterogene Befruchtung" unmöglich machen.

v. Dungern (48) hat seine diesbezüglichen Experimente an der Kombination Asteriden (*Astropecten aurantiacus, Asterias glacialis*) und Echiniden (*Echinus microtuberculatus, Strongylocentrotus lividus, Sphaerechinus granularis*) angestellt und ist zu dem Schluß gekommen, daß in den Eiern der Seesterne bestimmte Substanzen enthalten sind, welche die Spermatozoen der Echiniden schon in sehr geringen Dosen abtöten, die Seesternspermatozoen dagegen nicht beeinflussen. Das Gift läßt sich nach v. Dungern aus den Eiern der Asteriden z. B. dadurch gewinnen, daß man sie in der Reibschale fein zerreibt, die schaumige

Masse mit Wasser verdünnt und dann absetzen läßt. Die auf diese Weise erhaltene Substanz ist für die Spermatozoen der Echiniden auch in sehr schwacher Konzentration sehr giftig. Wenn jedoch die Giftigkeit der oben erwähnten Substanzen vollauf ausreicht, um die Unmöglichkeit der heterogenen Kreuzbefruchtung zu erklären, so kann dieses Prinzip nicht auf allgemeine Gültigkeit Anspruch erheben. In der zoologischen Station in Wimreux hat Giard (56) die Eier von *Psammechinus miliaris* mit Seesternsperma (*Asterias rubens*) zu den ersten Entwicklungsschritten angeregt. Diese Verschiedenheit der Versuchsresultate ist wahrscheinlich auf die Verschiedenheit des Materials, wohl aber auch auf gewisse Differenzen in der chemischen Zusammensetzung des Seewassers an der neapolitanischen und französischen Oceanküste zurückzuführen.

Für andere Kreuzungskombinationen stimmt ebenfalls das oben angeführte Prinzip von Dungern nicht, was der Autor selbst betont. Bei denjenigen Eiern, bei welchen eine Ausscheidung von für Spermatozoen toxischen Substanzen nicht stattfindet, kommen nach Dungern andere Momente in Betracht, welche die Kreuzbefruchtung verhindern. Er hat nämlich darauf hingewiesen, daß in den Eiern Substanzen vorhanden sind, welche die Aufrechtstellung der gleichartigen, sich den Eiern nähernden Spermatozoen bedingen. Diese Aufrechtstellung der Samenfäden faßt Dungern als Grundbedingung der Befruchtung auf. Wenn sich also die Spermatozoen fremdartigen Eiern nähern, muß die Befruchtung derselben aus Mangel an solchen Substanzen ausbleiben. Das geschieht um so sicherer, weil die Spermatozoen von den fremdartigen Eiern durch ihr Sekret oft agglutiniert werden sollen.

Aus dieser Arbeit von Dungern ist zu ersehen, daß die bei Verhinderung der Kreuzbefruchtung in Betracht kommenden Momente sehr mannigfaltig sind. Es ist auch möglich, daß gewöhnlich eine Kombination verschiedener Faktoren mit im Spiele ist. Die Arbeit v. Dungerns gibt nach meiner Beurteilung auch keine Aufklärung z. B. über die Frage, warum bei der Umkehrung der Kreuzungskombination sich oft ganz andere Resultate ergeben, was wir z. B. bei *Echinus* ♀-*Strongylocentrotus* ♂ und *Strongylocentrotus* ♀-*Echinus* ♂ gesehen haben. Weitere Forschungen auf diesem Gebiete sind also sehr erwünscht.

Von prinzipieller Wichtigkeit für das in Rede stehende Problem sind die von J. Loeb (127—132, 139 t) über die heterogene Hybridation angestellten Experimente. Als Material verwendet J. Loeb die Eier des Seeigels und den Samen eines Seesternes. Ich habe bereits oben erwähnt, daß es noch vor J. Loeb A. Giard (56) gelungen ist, die Eier von *Psammechinus miliaris* durch Spermatozoen von *Asterias rubens* zur Entwicklung zu bringen. Es wurden dort auch künstliche äußere Bedingungen geschaffen. Näheres darüber ist jedoch in der kurzen Notiz von Giard nicht angegeben, auch berichtet der Forscher nichts darüber, ob Kontrollversuche zur Ausschließung der künstlichen Parthenogenese durchgeführt wurden.

J. Loebs Experimente, welche unabhängig von der Arbeit von Giard angestellt wurden, sollten die Frage entscheiden, ob die heterogene Befruchtung, welche in gewöhnlichem Seewasser nicht möglich ist, vielleicht in künstlich variierten Lösungen gelingen könnte. Loeb kam hier seine

Erfahrung zustatten, daß oft eine kleine Aenderung in der Konzentration resp. Konstitution der umgebenden Lösungen den Geweben Eigenschaften verleiht, welche sie in der normalen Umgebung nicht besitzen oder erkennen lassen.

Nach VAN'T HOFF ist das Seewasser eine Lösung, in welcher die Bestandteile in folgender relativen Konzentration enthalten sind:

100 NaCl, 7,8 $MgCl_2$, 3,8 $MgSO_4$, 2,2 KCl; zu dieser Lösung muß noch 2 $CaCl_2$ hinzugesetzt werden. In den Versuchen von LOEB wurden die der ungefähren Konzentration des benutzten Seewassers entsprechenden $^1/_2$ grammolekularen ($^m/_2$) Lösungen benutzt. In der VAN'T HOFFschen Lösung gelingt jedoch die Befruchtung und Entwicklung der Eier nur unter der Voraussetzung, daß man auf je 100 ccm dieser Flüssigkeit wenigstens 0,1 ccm einer $^n/_{10}$ Lösung von NaOH hinzusetzt. J. LOEB hat sich sodann überzeugt, daß Lösungen solcher Salze, in welchen freie hydrolytisch abgespaltene Hydroxylionen enthalten sind, mit Erfolg an Stelle von NaOH-Lösungen treten können. So ist z. B. NaOH durch $NaHCO_3$ vertretbar.

Wenn jedoch in der VAN'T HOFFschen Lösung mit Zusatz einer gewissen Quantität freie Hydroxylionen enthaltender Flüssigkeit die Befruchtung der Echinideneier mit gleichartigem Sperma ebenso günstig wie im normalen Seewasser verläuft, können sich in dieser Flüssigkeit die heterogenen Befruchtungen, also etwa die Eier von Echiniden mit dem Sperma der Asteriden, nicht vollziehen. Verändert man jedoch die Zusammensetzung der VAN'T HOFFschen Flüssigkeit insofern, als man in ihr die Konzentration der Hydroxylionen erhöht, so ist bei einer gewissen Anzahl der Eier die heterogene Befruchtung (*Strongylocentrotus* ♀-*Asterias* ♂) möglich. LOEB hat weiter nachgewiesen, daß nicht nur in der künstlichen VAN'T HOFFschen Flüssigkeit mit Zusatz von NaOH die heterogene Befruchtung möglich ist, sondern daß man mit gleichem günstigen Erfolg Seewasser verwenden kann, wenn man demselben nur eine bestimmte Quantität von OH-Ionen enthaltender Flüssigkeit hinzusetzt. Die Anzahl der Eier von *Strongylocentrotus*, welche sich in einem derart veränderten Seewasser mit Seesternsamen befruchten lassen, ist in hohem Grade von der entsprechend angepaßten OH-Ionen-Konzentration abhängig. Es war weiter bei diesen Versuchen von LOEB auffallend, daß diejenige OH-Ionen-Konzentration, welche die heterogene Befruchtung ermöglicht, die Befruchtung mit gleichartigem Sperma beeinträchtigt. Das kann z. B. aus folgender, aus der LOEBschen (134) Arbeit entnommenen Tabelle erhellen:

Natur der Lösung	Prozentsatz der befruchteten Seeigeleier bei Zusatz von Seesternsamen	Seeigelsamen
100 ccm Seewasser	0 Proz.	100 Proz.
(VAN'T HOFFscher Lösung)	0 „	0 „
„ + 0,1 ccm $^n/_{10}$ NaOH	0 „	50 „
„ + 0,2 „ „	3 „	20 „
„ + 0,3 „ „	80 „	0,01 „
„ + 0,4 „ „	30 „	0 „

Aus diesen Experimenten zieht LOEB den Schluß, daß die Erhöhung der OH-Ionen-Konzentration im Seewasser die inneren Bedingungen der fremdartigen Geschletselemente derart verändert, daß die heterogene Befruchtung ermög-

licht wird, daß dagegen die Befruchtungsfähigkeit mit gleichartigem Sperma ausgeschlossen oder herabgesetzt wird.

Dieses letzte Prinzip hat sich jedoch, wie wir weiter unten sehen werden, nicht als allgemeingültig erwiesen.

In den weiteren Experimenten gelang es Loeb, die Echinideneier durch Schlangensternsamen zu ersten Entwicklungsstadien anzuregen. In allen Versuchen konnte J. Loeb in den Eiern, welche zur Entwicklung angeregt wurden, die Abhebung der Dottermembran konstatieren. Es drängte sich aber die Frage auf, ob die Spermatozoen der fremden Tierklasse in die Echinideneier eindringen, oder ob die Eier bloß durch die Berührung der Spermatozoen zur Entwicklung angeregt werden. Von dem Verhalten der Spermatozoen im Eiinner hängt es ab, ob wir diese Entwicklungserregung als Befruchtungsvorgang oder als künstliche Parthenogenese bezeichnen.

Nähere cytologische Untersuchung der heterogenen Entwicklungserregung wurde später in einer anderen Kreuzungskombination durchgeführt. Mit der von J. Loeb angegebenen Methode versuchte nämlich später E. Godlewski (59, 60) die heterogene Kreuzung zwischen Echiniden-Weibchen (*Echinus microtuberculatus*, *Sphaerechinus granularis*, *Strongylocentrotus lividus*) und Crinoiden-Männchen (*Antedon rosacea*) und kam zu dem Ergebnis, daß sich durch Erhöhung der Hydroxylionenkonzentration im Seewasser die inneren Bedingungen für die Entwicklung der Geschlechtselemente verändern lassen und die heterogene Befruchtung zwischen den genannten zwei Tierklassen ermöglicht wird.

Ferner ergibt sich aus diesen Experimenten, daß der Ansicht J. Loebs bezüglich der Bedingungen, welche die heterogene Befruchtung mit gleichnamigen Species ausschließen, keine allgemeine Gültigkeit zukommt. In denjenigen Lösungen, in welchen die Befruchtung mit Crinoidensperma gelingt, läßt sich auch die Befruchtung mit gleichartigen Spermatozoen durchführen. Godlewski hat weiter eine besondere Experimentenserie angestellt, um sich zu überzeugen, ob die Veränderungen des umgebenden Mediums die Eier von Echiniden, die Spermatozoen von Crinoiden oder beide Geschlechtszellenarten derart verändern, daß die Kopulation zwischen ihnen gelingt. In dieser Versuchsserie wurden also zuerst nur die Eier mit NaOH-haltiger Lösung behandelt (die Spermatozoen dagegen nicht), sodann ausgespült und mit *Antedon*-Sperma in gewöhnlichem Seewasser besamt. In einem anderen Versuch behandelte man nur die Spermatozoen mit NaOH, die Eier dagegen nicht. Diese Versuchsserie lehrte, daß durch Einwirkung von Hydroxylionen hauptsächlich die Eier von Echiniden, aber doch auch die *Antedon*-Spermatozoen beeinflußt werden. Den höchsten Prozentsatz heterogen befruchteter Eier erzielt man in Kulturen, in denen sowohl die Eier, als auch die Spermatozoen mit NaOH-haltigem Seewasser behandelt werden. Am vorteilhaftesten für die Kulturen ist es ferner, wenn die Geschlechtselemente sich in einem Medium befinden, dessen OH-Ionenkonzentration sukzessiv erhöht wird, wodurch allen Geschlechtselementen das ihrer Individualität entsprechende Optimum der Alkalinität geboten wird.

Godlewski hat sein Experimentenmaterial zuerst in vivo beobachtet und bei allen die Entwicklung beginnenden Eiern die Erhebung der Dottermembran feststellen können. Die Entwicklung überschritt

in der Kombination *Antedon* ♂-*Sphaerechinus* ♀ selten das Blastulastadium, nie die Gastrulation, in der Kombination *Antedon* ♂-*Echinus* ♀ oder *Strongylocentrotus* ♀ wurde mehrmals das Pluteusstadium gewonnen. In dieser Arbeit wurde auch die Frage entschieden, ob diese Entwicklungserregung als Parthenogenese mit Membranbildung oder als echte Befruchtung aufzufassen ist. Die cytologische Untersuchung hat hier nämlich ergeben, daß in alle Eier, welche die Membran gebildet haben, das *Antedon*-Spermatozoon eingedrungen ist. Der Spermakopf verhielt sich hier auch nicht passiv, wie dies bei sog. partieller Befruchtung der Fall ist, sondern man konnte die Wanderung des Spermatozoenkopfes bis an den weiblichen Vorkern verfolgen, und sodann setzte der Karyogamieprozeß ein, welcher bei gewöhnlicher Befruchtung in der Regel stattfindet. Sodann begann die Furchung, welche in der Regel ganz regelmäßig verlief, wie auch das Blastula- und Gastrulastadium. Oft blieb die Entwicklung besonders auf dem Blastulastadium stehen. Es schien jedoch a priori nicht ausgeschlossen zu sein, daß das vom Spermatozoon eingeführte und im Furchungskern vorhandene männliche Kernmaterial im Laufe der Entwicklung aus dem embryonalen Kernapparat eliminiert wird. Um diese Frage zu entscheiden, bestimmte GODLEWSKI die Kerngröße in verschiedenen Entwicklungsstadien und verglich sie mit denjenigen der reinen Kulturen. Aus dieser Untersuchung ergab sich, daß das männliche Kernmaterial während der Entwicklung nicht eliminiert wurde. Es unterliegt demnach absolut keinem Zweifel, daß es sich nicht um künstliche Parthenogenese, sondern um echte Befruchtung mit fremdklassigem Sperma handelt. Diese Befunde von GODLEWSKI wurden von BALTZER (5) in seiner cytologischen Arbeit vollauf bestätigt und noch auf spätere Entwicklungsstadien erweitert. Dieser Autor wies bei verschiedenen Kreuzungskombinationen die Elimination des väterlichen Chromatins nach, bezüglich der Kombination Echiniden ♀-*Antedon* ♂ stellte er aber fest, daß das während der Karyogamie in den Furchungskern eingeführte väterliche Chromatin einen Bestandteil des Kernapparates des Keimes aus späteren Entwicklungsstadien bildet.

Einen weiteren Beweis, daß das fremdklassige Spermatozoon auf dem Wege der Befruchtung, nicht der künstlichen Parthenogenese, das weibliche Geschlechtselement zur Entwicklung anzuregen vermag, haben Experimente von GODLEWSKI geliefert, in welchen kernlose Eifragmente von *Echinus* durch den Samen von *Antedon* zur Entwicklung gebracht wurden. Es ist ja doch künstliche Parthenogenese im kernlosen Eifragment undenkbar, da bekannlich ohne Kern ein längeres Leben und die Entwicklungsvorgänge unmöglich erscheinen. Zwar kommt es zur Membranbildung an der Eifragmentoberfläche, aber die regelmäßige Teilung und Blastulabildung bleibt aus, wenn der Kern fehlt. Nun ist es GODLEWSKI gelungen, auch kernlose Fragmente von *Echinus*-Ei mit Sperma von *Antedon* zu befruchten und Gastrulae aus dieser Kreuzung zu gewinnen.

Aus diesem Grunde betrachte ich die Anschauungen von O. HERTWIG (50), welcher die ganze Erscheinung der heterogenen Befruchtung als künstliche Parthenogenese betrachtet, als vollkommen unhaltbar besonders für die in Rede stehende Kreuzungskombination.

Kupelwieser (106, 107) besamte im Laboratorium von J. Loeb die Eier von *Strongylocentrotus purpuratus* mit Sperma von *Mytilus*. Es ergaben sich bei dieser Kombination der Echiniden mit Mollusken zweierlei typische Spermawirkungen auf die Eier: Membranerzeugung und vollständige Embryogenese wie bei Anwendung der künstlichen Entwicklungserregung durch hypertonische Lösungen (ohne Fettsäuren). Die Membranbildung erforderte eine höhere Spermakonzentration. Sie konnte jedoch auch durch totes Sperma oder Spermaextrakt[1]) herbeigeführt werden. Die weiteren Versuche von Kupelwieser richteten sich darauf, die Methode so zu modifizieren, daß bei denselben Eiern gleichzeitig Membranbildung und Entwicklung durch *Mytilus*-Samen hervorgerufen werden könnte.

In denjenigen Fällen, in welchen nur die Membran durch Besamung mit *Mytilus*-Sperma künstlich erzeugt wurde, bediente sich Kupelwieser der Methode von J. Loeb, welcher die Eier künstlich durch Fettsäurebehandlung zur Membranerzeugung veranlaßte und zu weiterer Entwicklung mit hypertonischen Lösungen anregte; hierzu verwendete Kupelwieser in ähnlicher Weise wie Loeb in seinen Parthenogeneseversuchen hypertonische Lösungen und behandelt damit schon vorher mit *Mytilus* - Sperma besamte und mit Membran bereits umgebene *Strongylocentrotus* - Eier. Andererseits überzeugte sich Kupelwieser, daß Embryogenese stattfinden kann, wenn in das Eiinnere eines von den zur Besamung verwendeten *Mytilus*-Spermatozoen eindringt, was durch Entfernung der Schleimhülle an der Oberfläche des *Echinus* - Eies erleichtert werden kann. Er dehnte hernach seine Experimente auch auf *Echinus* - Eiern aus, besamte sie ebenfalls mit *Mytilus*-Sperma und regte sie hierdurch zur Entwicklung an. Auf Grund cytologischer Untersuchung an seinem Material gelangte Kupelwieser zu interessanten Resultaten: Das eingedrungene Spermatozoon verhält sich anfangs so wie bei gewöhnlicher Befruchtung, der Schwanzfaden und das Spitzenstück wird abgeworfen, Spermastrahlung und Zentrosom werden wahrnehmbar. Der Spermakern gelangt aber nicht zur Kopulation mit dem weiblichen Vorkerne, er bleibt unverändert an einem der Pole der Spindel und wird bei der Zweiteilung in eine der Blastomeren transportiert, wo er allem Anschein nach der Degeneration anheimfällt.

Die sehr häufig bei dieser Kombination vorkommende pathologische Entwicklung läßt sich wohl durch Polyspermie erklären; tatsächlich trat sie hier in den meisten Eiern auf und hatte die Entstehung von mehreren Teilungszentren zur Folge.

Unstreitig steht die in Kupelwiesers Arbeit geschilderte Entwicklung dem Prozeß der künstlichen Parthenogenese bedeutend näher, da hier keine Verschmelzung der Vorkerne stattgefunden hat und die Entwicklung nur durch Einführung der spermatozoalen entwicklungserregenden Stoffe hervorgerufen wurde; diese Entwicklung kann aber doch nicht als parthenogenetisch bezeichnet werden, da die Genese nicht jungfräulich ist. In ähnlicher Weise suchte J. Loeb (148 a) die Eier von *Strongylocentrotus franciscanus* durch Besamung mit dem Sperma von *Chlorostoma funebrale* in alkalisiertem Seewasser anzuregen; ob hier indessen die Spermatozoen in das Ei eindrangen oder

1) Die Hervorrufung der Dottermembran durch Spermaextrakt vermochte J. Loeb in seinen späteren Kontrollversuchen nicht zu bestätigen.

nicht, kann in Ermangelung cytologischer Forschungen nicht entschieden werden. LOEB erhielt aus dieser Kombination Plutei.

Eine andere Kreuzungskombination und zwar Echiniden ♀ × *Holothuria* ♂ versuchte TENNENT (203) und bediente sich, wie KUPELWIESER, der Methode J. LOEBS, d. h. er behandelte mit Membran umgebene Eier mit hypertonischen Lösungen, erhielt indessen aber nur Furchungsstadien.

Einen noch anderen Versuch machte GODLEWSKI (63, 64), welcher in neuerer Zeit die Eier der Echiniden *Arbacia pustulosa*, *Sphaerechinus granularis* und *Strongylocentrotus lividus* durch den Samen des Anneliden *Chaetopterus* zur Entwicklung anregte und fand, daß sich die Dottermembran unter dem Einfluß dieses Samens stets bei allen Echinideneiern erhebt, und zwar nicht nur in künstlich alkalisiertem, sondern auch in gewöhnlichem Seewasser. Läßt man die mit Membran umgebenen Eier in gewöhnlichem Seewasser liegen, so entfaltet sich in ihnen eine monozentrische Strahlung, die jedoch nie bizentrisch wird. Sodann beginnt aber die Cytolyse, an welcher das Ei zugrunde geht. Daraus ist ersichtlich, daß die Entwicklungsanregung, welche das Echinidenei durch Besamung mit Anneliden-

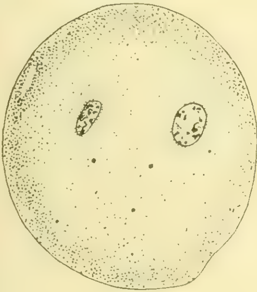


Fig. 270.

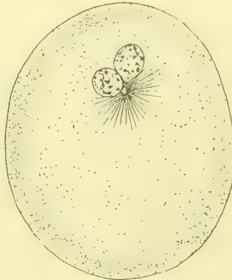


Fig. 271.

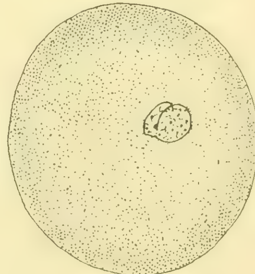


Fig. 272.

Fig. 270—272. Heterogener Befruchtungsprozeß. Das Ei von *Sphaerechinus* enthält im Ooplasma den aufgequollenen Spermakopf von *Chaetopterus*. In Fig. 272 ist die Karyogamie wahrnehmbar. Nach E. GODLEWSKI JUN. (64).

sperma erfährt, zur Embryogenese nicht ausreicht. Die erste Frage, die sich hier aufdrängt, ist die nach dem Verhalten des fremdstammigen Sammenfadens. Dringt ein solches Spermatozoon in das Ei wirklich ein, oder wird die Membranbildung nur durch Kontakt mit dem Spermatozoon (LOEB-ELDER) hervorgerufen? Es ist ferner möglich, daß das Spermatozoon tatsächlich in das Ei eindringt, sich jedoch in ähnlicher Weise wie *Mytilus*-Sperma im Echinidenei verhält, d. h., daß hierbei keine echte Befruchtung mit Karyogamie stattfindet (KUPELWIESER). Die cytolytische Untersuchung ergab, daß wir es in dieser Kreuzungskombination in der Tat mit dem Eindringen des Spermatozoons des *Chaetopterus* in Echinideneier zu tun haben, worauf die Verschmelzung des Spermatozoonkopfes des Wurmes mit dem Eikern des Echiniden folgt. Fig. 270—271 illustrieren die Wanderung des männlichen Vorkernes durch das Ooplasma. Es fällt hier gleich auf, daß sich dieser Spermakern insofern anders verhält als der Spermakern des Echiniden, als er aufquillt, so wie es bei den meisten Tieren der Fall ist. Trotz Karyogamie (Fig. 272) fallen aber die Eier mit

der Dottermembran der Degeneration anheim, sie können jedoch durch nachfolgende Behandlung mit hypertonischen Lösungen zu normaler Embryogenese angeregt werden. Es wurde also in diesen Versuchen wieder die Loebsche Methode der künstlichen Parthenogenese angewendet, jedoch mit dem Unterschied, daß als membranerzeugendes Moment echte Befruchtung mit stammfremdem Spermatozoon fungiert[1]).

Diese Experimente beweisen wohl in befriedigender Weise, daß zur Auslösung der ersten Phase der Entwicklung, welche sich bei Echinideneiern durch Membranerzeugung äußert, bedeutend weniger spezialisierte Stoffe erforderlich sind, als zur Regulation der entwicklungserregenden Vorgänge. Für zwei so weit voneinander stehende Formen, wie Würmer und Echiniden, scheint dieser Stoff einheitlich zu sein, da auf das Eindringen des Spermatozoons von *Chaetopterus* stets alle Eier mit Membranbildung reagieren. Obwohl der ganze Befruchtungsprozeß in morphologischer Hinsicht ganz regelmäßig verläuft, gehen stets alle Eier an Cytolyse zugrunde, da der regulatorische Faktor in diesen Spermatozoen der Würmer sich für Echinideneier nicht eignet.

Es ergibt sich ferner aus dieser Beobachtung die Unrichtigkeit der Anschauungen, daß durch das Aufquellen des Spermatozoenkopfes während der Wanderung im Ooplasma der osmotische Druck reguliert würde (Delage). Wir haben gesehen, daß der Kopf des *Chaetopterus*-Spermatozoons stark aufquillt (vgl. p. 875) und daß dennoch die Regulation der sich im Ei abspielenden Prozesse ausbleibt und das Ei an Cytolyse zugrunde geht, wenn eine Rektifikation dieser Vorgänge nicht durch Exposition in hypertonischen Lösungen herbeigeführt wird.

Die durch solche Kombination der Befruchtung mit der Parthenogenese veranlaßte Entwicklung kann als Beweis für eine in cytologischer Hinsicht merkwürdige Tatsache dienen, für die Elimination des männlichen Chromatins. Diese verlief gewöhnlich gleich in den ersten Furchungsstadien und bestand darin, daß die Kernmembran an einer Stelle wie durchbohrt erschien und durch diese Oeffnung ein Teil der chromatischen Substanz samt dem Kernsaft nach außen gelangte (Fig. 273). Wir haben hier eigentlich einen Prozeß, der dem von **Baltzer** (4, vgl. auch p. 868 und 869) für Kreuzungen zwischen verschiedenen Echinidenarten früher geschilderten analog erscheint.

In physiologischer Hinsicht haben wir hier die interessante Erscheinung vor uns, daß die Keime, welche ihre Entwicklung der Befruchtung verdanken, sodann im Laufe dieser

1) Kupelwieser (109) vindiziert in seiner neuen Arbeit für sich die Priorität der Methode der Kombination von Befruchtung und Behandlung mit hypertonischen Lösungen. Ich erlaube mir nur zu bemerken, daß nach meiner Ansicht diese Methode weder von mir noch von ihm sondern von Loeb stammt, und daß nur an Stelle von Blut resp. Fettsäure fremdstammiges Sperma von uns verwendet wurde. Zwar gebe ich Kupelwieser gern zu, daß er das Verfahren mit Membranerzeugung durch Besamung mit fremdstammigem Sperma und nachfolgende Behandlung mit hypertonischen Lösungen nach Loeb früher als ich angewendet hat, doch kann ich die Bemerkung nicht unterlassen, daß in seinen Experimenten und meinen Versuchen doch eine andere Erscheinung auftrat, da Kupelwieser es bekanntlich nicht mit heterogener Befruchtung mit Karyogamie zu tun hatte. Nach seinen Angaben ruft das Spermatozoon von *Mytilus*, welches in das Ei eindringt, die Entwicklung des Eies hervor, obschon sein Kopf mit dem Eikern nicht kopuliert.

Entwicklung thelykaryotisch werden. Das männliche mit dem Spermatozoon in das Ei eingeführte Chromatin, wird eliminiert. GODLEWSKI verglich die Größe der Kerne im Pluteusstadium der reinen Kultur der Echiniden mit den Kerngrößen der durch Kombination der Befruchtung und Parthenogenese entstandenen Plutei und fand, daß die Kerngrößen vollständig den parthenogenetischen Larven nicht den durch Befruchtung in reiner Echinidenkultur entsprechen.

Endlich versuchte GODLEWSKI auch noch die Kreuzbefruchtung der Echiniden mit dem Mollusken *Dentalium*. In diesen Fällen bildet sich keine Dottermembran, in der Regel tritt hier Polyspermie auf: mehrere Spermatozoenkerne kopulieren mit dem weiblichen Vorkern und es beginnt bald der Eliminationsprozeß des fremdstammigen Chromatins.

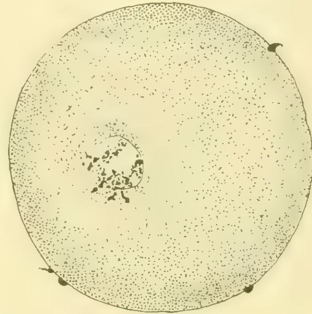


Fig. 273. Die Elimination des männlichen Chromatins aus dem Furchungskern des heterogen mit *Chaetopterus*-Sperma befruchteten *Sphaerechinus*-Eies. Nach E. GODLEWSKI JUN. (64).

Die neuesten Untersuchungsresultate von KUPELWIESER beziehen sich ebenfalls auf heterogene Kreuzungskombinationen; er führte die Kreuzung zwischen *Echinus* ♀ und der Annelide *Anduinia* ♂ und *Arizia* ♂ durch. In derselben Arbeit beschreibt er auch die Kreuzung zwischen *Echinus* ♀ und dem Lamellibranchier *Mactra* ♂ wie auch mit dem Prosobranchier *Patella* ♂.

Die Befruchtung ging am besten vor sich, wenn die Spermakonzentration hoch und die Expositionszeit lang war. Die Befruchtung verlief ganz normal, die Dottermembranbildung trat nicht immer auf, nach KUPELWIESER hängt der normale Furchungsverlauf nicht von der Dottermembranbildung ab. Das väterliche Chromatin nahm an der Karyokinese Anteil nicht in Form von organisierten Chromosomen, sondern als Chromatinklumpen. Die Zahl der Chromosomen und die Größe der Kerne weist auf Telykaryose hin, so daß in späteren Stadien die Chromosomen des Vaters sich an dem Aufbau des Kernapparates nicht beteiligen.

KUPELWIESER gelangt in seiner Arbeit zu folgendem unterscheidenden Kriterium zwischen künstlicher Parthenogenese und Befruchtung: „Unter künstlicher Parthenogenese sind alle Fälle einzureihen, wo künstliche Mittel, auch oberflächliche Spermawirkung, zur Anwendung kommen. Unter Befruchtung alle Fälle, wo ein Spermatozoon in das Ei eindringt und eine spezifische Spermawirkung daran erkannt werden kann, daß nur ein Spermakern normale Zweiteilung bewirkt.“ Von Belang scheint mir noch bei der Entscheidung dieser Frage das Verhalten des Spermatozoons im Inneren des Eies zu sein. Wenn die Karyogamie stattfindet, so muß nach meiner Beurteilung von Befruchtung, wenigstens im morphologischen Sinne gesprochen werden. Findet nach der Erzeugung der Dotterhaut keine Furchung statt, so ist im physiologischen Sinne die Befruchtung nicht vollständig, da die zweite Phase der Entwicklungserregung ausbleibt.

Bei der Schilderung der verschiedensten Kreuzungskombinationen muß dem Leser aufgefallen sein, daß die Bastardkeime, besonders aber diejenigen, welche der heterogenen Kreuzung ihre Entstehung verdanken, sich durch besonders schwache Entwicklungsfähigkeit resp. große Sterblichkeit auszeichnen.

J. Loeb (132, 134) hat gleich in seinen ersten Arbeiten über heterogene Befruchtung darauf hingewiesen, daß die Kulturen wie vergiftet aussehen. Gewöhnlich stirbt auf einem Stadium fast die ganze Kultur. Godlewski hat bei der Kreuzung Echiniden-♀ × *Antedon* ♂ das Absterben der Kulturen auf dem Blastula- oder Gastrulastadium festgestellt; die Kulturen Echiniden-♀ × *Chaetopterus* ♂ starben noch vor der ersten Teilung. Kupelwiesers Embryonen *Echinus*-*Anduinia* erreichten ebenfalls nur das Blastulastadium und vermochten sich nicht weiter zu entwickeln.

Bei genauerer Ueberlegung der kausalen Momente, welche den Tod der Bastardembryonen hervorrufen, könnten zuerst zwei Hauptpunkte in Betracht kommen: entweder entwickeln sich die Bastarde infolge einer Vergiftung nicht, oder weil ihre Entwicklungsfähigkeit zu schwach ist, resp. der Entwicklungsreiz zu schwach wirkt. Es könnten eventuell auch beide Faktoren zugleich wirken. Die erste Hypothese, also die Loebsche, ist nicht ohne weiteres abzulehnen. Es erscheint mir aber nicht unmöglich, daß diese toxische Wirkung erst in bestimmten Entwicklungsstadien in Kraft tritt.

Kupelwieser (109) glaubt, daß die Erkrankung der Keime „nicht auf einer spezifischen Wirkung des fremden Chromatins beruht, sondern auf einer wahrscheinlich rein mechanischen Störung der ersten Mitose, die eine ungleichmäßige Verteilung der mütterlichen Chromosomen verursacht“.

Ich muß gestehen, daß mir diese Interpretation nicht stichhaltig zu sein scheint. Ich habe (60) genau den cytologischen Verlauf der Entwicklung, besonders in den ersten Entwicklungsphasen verfogt. Er war ganz normal und konnte kaum von der homogenen Befruchtung und der darauf folgenden Entwicklung unterschieden werden; die meisten Embryonen starben ebenfalls im Blastulastadium ab. Auch bei den Kreuzungen von verschiedenen Arten innerhalb der Echinidenklasse wurde oft bedeutende Sterblichkeit beobachtet, ohne daß man sie etwa auf unregelmäßige Verteilung der Chromosomen zurückführen könnte.

Nach meiner Ueberzeugung steht die Erscheinung der Sterblichkeit der Bastardkeime im innigsten Zusammenhang mit dem Problem des Entwicklungsreizes und kann erst in der Loebschen Analyse der Entwicklungsmomente ihre Aufklärung finden. Wir haben gesehen, daß die Oxydationsvorgänge gleichzeitig mit der Dottermembranbildung ausgelöst werden, und das bildet auch die erste Phase der Befruchtung. Der diesen Prozeß auslösende Stoff, das von Robertson so genannte Oocytin, findet sich in allen heterogen befruchtenden Spermatozoen. Was aber das andere Moment betrifft, und zwar das Agens, resp. den Stoff, welcher die Oxydation reguliert, so ist der in fremdstammigen Spermatozoen enthaltene Stoff nicht geeignet, in Echinideneiern die Transformation des Protoplasmas in Kernsubstanz durch längere Zeit durchzuführen. Besonders reicht er in dem Stadium nicht aus, wo die Nukleinsäure neugebildet werden muß. Es ist sehr auffallend, daß eben das Blastula- und Gastrulastadium die

kritischen Momente so vieler Kulturen bilden. Wie Masing (170) auf chemischem Wege und Bury (36) durch ihre cytologischen Studien im Einklang mit den Forschungen von Schaxel nachgewiesen haben, erschöpft sich eben auf diesem Stadium das im Protoplasma vorhandene Material, der dort deponierte Vorrat, welcher zur Bildung des Chromatins diente. Jetzt muß also die Synthese beginnen, und dazu fehlen den Bastarden entsprechende Mittel.

Meine Erwägungen führen also zu der Annahme, daß in der Regel die heterogene Befruchtung deshalb keine normale, länger dauernde Entwicklung ergibt, weil das fremdstammige Spermatozoon keine entsprechenden Mittel, resp. nicht eine hinreichende Mengen in das Ei einführt, die es ihm erlauben würden, die Oxydationsvorgänge richtig und dauernd zu regulieren, die Kernsubstanzsynthese, besonders die Nukleinsäuresynthese durchzuführen, und infolgedessen vergiftet sich das Ei resp. der Keim selbst. Er wird also nicht vom Spermatozoon, sondern durch eigene in ihm sich abspielende Prozesse vergiftet.

Wir haben auf Grund der Loebschen Studien bewiesen, daß die mit künstlicher Dotterhaut umgebenen Eier sich selbst vergiften, wenn sie nicht durch die Einwirkung des anderen Agens vor dem Tode gerettet werden. Hier haben wir dieselben Verhältnisse. Im Fall Echiniden-♀×*Chaetopterus* ♂ trat der Tod sofort nach der Erzeugung der Dotterhaut, in anderen Kreuzungskombinationen nach Ausnützung des Vorrates an Nukleinsäure ein. Sehr wichtig scheint mir hier auch die Tatsache zu sein, daß der Tod nicht gleich nach Erreichung dieser Stadien erfolgt, sondern daß die Keime längere Zeit, oft sogar wochenlang leben, ohne sich jedoch weiterzuentwickeln. Zu dieser Entwicklung ist die Bildung der neuen Kernsubstanz nötig, aber dazu erweisen sie sich mit Hilfe des artfremden Chromatins als unfähig. Die Oxydation schreitet fort, verläuft aber in „falschen Bahnen“, so daß die Keime sterben müssen.

c) Kreuzung mit Beeinflussung der Spermatozoen durch Radiumstrahlen.

Sehr interessant sind die neu veröffentlichten Experimente an Wirbeltieren, bei denen die Entwicklung der Froscheier durch art-, gattungs- und ordnungsfremdes radiumbestrahltes Sperma versucht wurde. Die Experimente wurden im Berliner Biologischen Institut von Oscar, Günther und Paula Hertwig angestellt.

Aus den Versuchen von Born (20a, 21) und Pflüger (185a) war bereits bekannt, daß die Kreuzung zwischen *Rana fusca* ♂ und *Bufo vulgaris* ♀ sowie zwischen *Rana fusca* ♂ und *Rana esculenta* ♀ gelingt, daß jedoch die Keime in ihrer Entwicklung innehalten und absterben. Nun verwendete G. Hertwig (79) zu Kreuzungen (*Bufo vulgaris* ♀ × *Rana fusca*) Sperma, welches vorher mit Mesothorium-Präparaten und Radiumbromid einige Stunden lang bestrahlt wurde. Die auf diesem Wege gewonnenen Bastarde waren bedeutend resistenter als die Kontrolltiere (ohne Radiumbestrahlung), denn von den letzteren starben alle vor der Gastrulation am 2. Tage nach der Befruchtung ab; hingegen lebten die Bastarde mehr als 2 Wochen lang und entwickelten sich zu ausgebildeten Larven. Alle diese Larven waren aber bedeutend kleiner, sowohl was die allgemeine Körpergröße als auch einzelne Organe anbelangt.

Den Unterschied in dem Ergebnis der Züchtungen bei den Kulturen erklärt G. Hertwig im Anschluß an die Hypothese von O. Hert-

WIG dadurch, daß in den gewöhnlichen Bastardkulturen nach der Vereinigung der Kernapparate von fremden Gattungen eine disharmonische Idioplasmaverbindung zustande kommt, welche den Tod der Keime herbeiführt. Bei der Radiumkultur nimmt er an, daß die intensive Radiumbestrahlung der Spermatozoen das Spermachromatin vermehrungsunfähig macht, so daß nur im Eikern das Material für den Kernapparat des Keimes vorhanden ist. Die Kerne einzelner Organe von Radiumbastardlarven waren in der Tat kleiner als diejenigen der unbestrahlten Kreuzkultur [1]). G. HERTWIG bezeichnet die mit Hilfe der radiumbestrahlten Spermatozoen gewonnenen Larven als parthenogenetische. O. HERTWIG (80a) stellte noch eine andere Experimentenserie an. Zuerst befruchtete er normale Tritoneier mit Tritonsperma, welches vorher mit Radium oder Mesothorium bestrahlt worden war. Die Intensität der Bestrahlung war in den einzelnen Versuchsserien verschieden. Die Keime entwickelten sich zu Larven, die sich jedoch wesentlich von den normalen Larven unterschieden, und zwar durch Bauchwassersucht, gewisse Pigmentlinien, die Zeit des Ausschlüpfens und die Größenverhältnisse (sie erreichten im Durchschnitt nur zwei Drittel der Länge der normalen Larven). Auch in späteren Stadien waren verschiedene Unterschiede merklich, wie aus Fig. 273b ersichtlich ist. Diese Versuchsserie HERTWIGS bildete gleichsam einen Kontrollversuch zu seiner nächstfolgenden Serie. Er befruchtete Tritoneier mit dem Samen von *Salamandra maculata*, welches 2—2¼ Stunden zwischen zwei starken Mesothoriumpräparaten bestrahlt wurde. Dieses Material wählte er aus dem Grunde, weil H. POLL festgestellt hatte, daß eine Kreuzung zwischen *Triton* ♀ und *Salamandra* ♂ möglich ist, daß jedoch die Embryonen im Blastulastadium absterben. Viel günstiger waren jedoch die Resultate in O. HERTWIGS Versuchen, in denen das Sperma vor der Besamung mit Mesothorium bestrahlt wurde. Einige Larven lebten 27 Tage, sie waren jedoch im Vergleich mit unbestrahlten Tritonfroschkulturen um ein Drittel kleiner, das Schwanzende zumal war weniger in die Länge entwickelt, der Kopf etwas schmäler und kürzer, die Kiemen waren rudimentär, die vorderen Extremitäten sehr schwach entwickelt. Die Chromosomenanzahl solcher Larven erwies sich als reduziert, die Kerngrößen, an verschiedenen Geweben bestimmt, erwiesen sich als entsprechend kleiner, die Larven zeigten oft gewisse pathologische Merkmale oder Mißbildungen.

G. und O. HERTWIG (79, 80a) bezeichnen die auf diesem Wege erhaltenen Larven als parthenogenetische. GÜNTHER HERTWIG stützte sich bei dieser Behauptung auf seine Befunde bezüglich der Kerngröße und weiter auf die Analogie mit den Befunden bei Echiniden. „Nun habe ich — sagt er — am Seeigelei morphologisch den sicheren Nachweis erbringen können, daß durch lange Radiumbestrahlung das Spermachromatin vermehrungsunfähig wird und in vielen Fällen nicht mehr mit dem Eikern verschmilzt; vielmehr teilt sich der Eikern allein und bildet die Furchungskerne der beiden ersten Blastomeren.

1) Aus der Kerngröße schließt G. HERTWIG, daß die Chromosomenzahl auf die Hälfte reduziert ist. Dieser Schluß ist sonst vollkommen zulässig. Daß jedoch bei parthenogenetischen Froschlarven die Chromosomenzahl reduziert war, das wußten wir bereits vor zwei Jahren, und zwar wurde diese Tatsache von DEHORNE (39), dessen Arbeit G. HERTWIG übersehen hat, durch direkte Zählung der chromatischen Elemente festgestellt.

Nach Analogie der Erscheinungen beim Seeigel dürfen wir wohl auch für unsere Experimente der Kombination von Bastardierung und intensiver Radiumbestrahlung als sicher annehmen, daß auch hier eine Verschmelzung der beiden Kerne ausbleibt, daß der geschädigte Samenkern zur Teilung und Vermehrung unfähig geworden ist und daß der Eikern allein die Furchungskerne liefert."

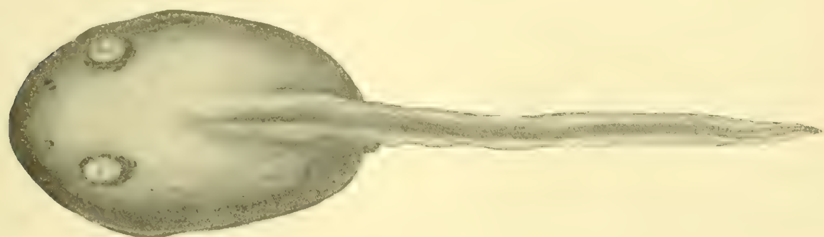


Fig. 273a A.

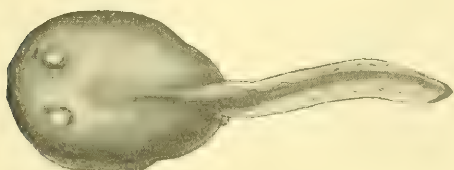


Fig. 273a B.

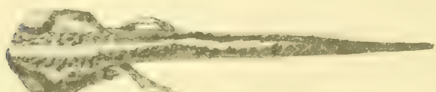


Fig. 273b B.

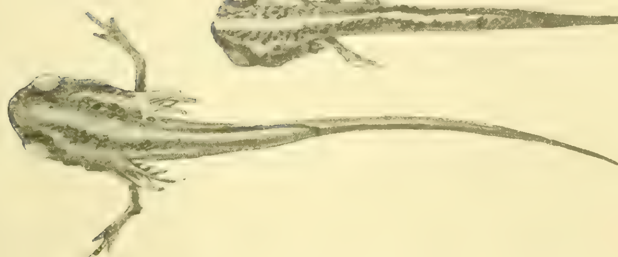


Fig. 273 b A.

Fig. 273a. A 28 Tage alte normale Krötenlarve. B 28 Tage alte Larve, Ei des Krötenfroschers (*Bufo vulgaris*) befruchtet durch radiumbestrahlten Froschsamen (*Rana fusca*). Nach G. HERTWIG (79).

273b. A 27 Tage alte normale Larve von *Triton vulgaris*. B 27 Tage alte Larve. Ihre Genese: Ei von *Triton vulgaris*, befruchtet mit Samenfäden von *Salamandra maculata*, die zwei Stunden zwischen zwei starken Mesothoriumpräparaten bestrahlt wurden. Nach O. HERTWIG (80a).

Dazu muß ich bemerken, daß das Material der Amphibien und Echiniden so sehr verschieden ist, daß diese Argumentation von G. HERTWIG nicht genügend erscheint. Man konnte noch nach seiner Arbeit vermuten, daß bei Amphibien die Telykaryose als Resultat der Chromatinelimination entsteht. Die Vermutung von G. HERTWIG wurde aber durch Forschungsresultate von PAULA HERTWIG (80b) bestätigt, indem die genannte Verfasserin die Vermehrungsunfähigkeit des männlichen, radiumbestrahlten Chromatins cytologisch ermittelte.

O. Hertwig führt den Nachweis durch, daß die Bestrahlung mit Radium- oder Mesothoriumpräparaten das Chromatin zerstört, resp. vermehrungsunfähig macht. Die Embryonen, welche aus dem radiumbestrahlten Sperma entstanden sind, sollen nach O. Hertwig als parthenogenetische bezeichnet werden, und er glaubt aus seinen Experimenten und denjenigen von Günther Hertwig schließen zu dürfen, „daß jedes tierische Ei die Fähigkeit zu vollständiger Entwicklung, seiner Organisation nach, in sich trägt, gleichwie die jugendliche Zelle sich durch Teilung zu vermehren befähigt ist. Daß beim normalen Verlauf der Dinge die Fähigkeit sich nicht äußern kann und daher, wie man sagt, latent bleibt, ist die Folge uns unbekannter im Ei gelegener Hemmungseinrichtungen". Diese Hypothese entspricht eigentlich der Bataillonschen Eliminationshypothese; es seien mir aber hier einige kurze Bemerkungen gestattet, ob wir in den Versuchen von Hertwig wirklich einen Anhaltspunkt finden, um diese Embryonen als parthenogenetisch zu bezeichnen.

Das Wort „parthenogenetisch" ist nach dem Klang des Wortes dann am Platze, wenn die „Genese" jungfräulich ist. Nun muß man fragen, ob es hier dieser Bedeutung entspricht: In das Ei dringt der Samenfaden hinein; da er vorher mit Radiumstrahlen behandelt war, ist sein Chromatin vermehrungsunfähig geworden (G. und P. Hertwig). Die Entwicklung soll hier deshalb ausgelöst werden, weil nach Hertwigscher Anschauung das Eindringen des Spermatozoons hier mit dem Anstich mit einer Platinnadel (Bataillon) gleichwertig sein soll. Dem kann ich aber nicht zustimmen. Ich behaupte, daß die Feststellung der Chromatinelimination dazu nicht ausreicht, die Bedeutung des Spermatozoons dem Anstich mit einer Platin- oder Glasnadel gleich zu setzen. Ich muß auch darauf hinweisen, daß Bataillon ebenfalls diese von ihm entdeckte Prozedur nicht als zu der Entwicklungserregung ausreichend betrachtet (vgl. p. 858). Um die Hertwigsche Interpretation aufrecht zu erhalten, müßte die Voraussetzung gemacht werden, daß auch die entwicklungserregenden Stoffe einzig und allein für das Chromatin monopolisiert sind und daß sie auch durch Radiumbestrahlung inaktiv geworden sind. Außer Chromatin sind noch Mittelstück, Samenfaden, Kernsaft Spermatozoenkomponenten. Wenn wir auch mit F. R. Lillié annehmen, daß der Kern hier von Bedeutung ist, so können doch nach meiner Ansicht nicht alle übrigen Samenfadenbestandteile ignoriert werden. Aber nehmen wir sogar an, daß das ganze Spermatozoon im Laufe der Entwicklung zugrunde geht, so haben Hertwigs in keiner Arbeit bisher nachgewiesen, daß es nicht vor dem Zugrundegehen seine entwicklungserregende Tätigkeit entfaltet hat. Im Gegenteil, wenn man die Resultate von Bataillon mit denjenigen von Hertwig vergleicht, so fällt es gleich auf, daß bedeutend mehr Embryonen sich bei Spermaanwendung als bei Anstichversuchen entwickelt haben. Gleichwertig sind diese Prozesse absolut nicht.

Ich möchte nicht mißverstanden werden; ich stelle die von G. und O. Hertwig festgestellten Tatsachen nicht in Abrede, aber mit der von ihnen gegebenen Interpretation kann ich mich nicht einverstanden erklären. Ich halte die Larven[1]) von Hertwig für thelykaryo-

1) O. Hertwigs Bezeichnung „falsche Bastarde" finde ich glücklich. Auf dem Gebiete der heterogenen Kreuzung habe ich (60) diesen in der Botanik längst von Millardet eingeführten Ausdruck für Bastarde Echiniden-♀ × *Antedon* ♂ verwendet.

tische, da ich die Hemikaryose als festgestellt betrachte, aber nicht alles, was thalykaryotisch ist, muß auch parthenogenetisch sein. Die Genese der Larven ist nicht jungfräulich, da Spermatozoen in die Eier eingedrungen waren, sich dort in aktivem Zustande befanden und erst nach einiger Zeit zugrunde gingen. Deshalb glaube ich annehmen zu können, daß diese Schlüsse von Hertwig nicht richtig sind und daß wir es hier mit Kreuzung, nicht aber mit Parthenogenese zu tun haben.

4. Antagonismus fremdstammiger Spermaarten in der Funktion der Entwicklungserregung.

Wir haben im vorhergehenden gesehen, daß die erste Phase der Entwicklungserregung der Eier, welche sich durch Dottermembranerzeugung auszeichnet nicht nur durch Sperma der eigenen Art, sondern auch durch den Samen fremdklassiger (Loeb, 129—135, Godlewski, 59, 60, Hagedorn, 66, Tennent, 203) resp. fremdstammiger (Kupelwieser, 106—109; Loeb, 148b, Godlewski, 63, 64) Tiere hervorgerufen werden kann. Nun hat Godlewski (63, 64) sich die Frage gestellt, wie ein Gemisch von Sperma zweier fremdstammiger Arten auf die Echinideneier wirkt. Er hat, wie oben erwähnt, festgestellt, daß das Sperma des Anneliden *Chaetopterus* wie auch des Mollusken *Dentalium* auf die Echinideneier entwicklungserregend wirkt und in Anbetracht dessen, daß Sperma der eigenen Art selbstverständlich auch den nämlichen Einfluß ausübt, schien es naheliegend, daß ein Gemisch von Sperma von *Chaetopterus* und *Sphaerechinus* oder *Dentalium* und *Sphaerechinus* auf die Eier der letzterwähnten Echinidenart wenigstens ebenso stark entwicklungserregend wirken muß. Es zeigte sich jedoch, daß unter bestimmten Bedingungen die entwicklungserregende Wirkung des Spermagemisches nicht nur nicht wächst, sondern im Gegenteil vollständig erlischt.

Godlewski hat nämlich die Beobachtung gemacht, daß ein Gemisch von gleichen Mengen ungefähr gleich konzentrierter Spermen von *Chaetopterus* und *Sphaerechinus*, welches nach Herstellung 10 bis 15 Minuten stehen gelassen und sodann zur Besamung der *Sphaerechinus*-Eier verwendet wurde, kein einziges *Sphaerechinus*-Ei zur Membranerzeugung veranlaßt.

Die gleiche Wirkung erhielt man bei Verwendung von *Dentalium*-Sperma. Dieses löst zwar bei den Echinideneiern keine Dottermembranbildung aus, es gibt ihnen jedoch den Anstoß zur Entwicklung. Nun hat Godlewski nachgewiesen, daß die Eier von *Sphaerechinus* oder von *Strongylocentrotus*, welche mit dem Gemisch von Spermen der gleichen Art und von *Dentalium* behandelt werden, keine Dottermembran bilden, wenn das Gemisch ungefähr $^1/_4$ Stunde vor der Besamung vorbereitet wurden.

In Anbetracht dessen, daß jede von diesen Spermaarten, also das Sperma von *Sphaerechinus*, von *Dentalium* oder von *Chaetopterus* zwar auf die Echinideneier entwicklungserregend wirkt, daß aber ein Gemisch von zwei solchen Spermaarten wirkungslos bleibt, muß angenommen werden, daß zwei fremdstammige Spermaarten einen Antagonismus in ihrer entwicklungserregenden Wirkung aufweisen.

Es mußte sich angesichts dieses Resultates die Frage aufdrängen, ob diese antagonistische Wirkung bei der Anregung der Entwicklung

eine spezielle Eigenschaft der Spermaflüssigkeiten dieser phylogenetisch weit voneinander entfernten Tierformen ist, oder ob auch anderen Körperflüssigkeiten dieser Tiere dieselbe Eigenschaft zukommt. Um diese Frage zu entscheiden, setzte Godlewski dem Sperma von *Sphaerechinus* etwas Blut vom *Dentalium*-Weibchen zu, ließ dieses Gemisch eine Zeitlang stehen und behandelte damit die *Sphaerechinus*-Eier. Kein einziges Ei von *Sphaerechinus* erzeugte unter diesen Umständen eine Dottermembran, kein einziges furchte sich. Dasselbe Resultat wurde in den Experimenten erzielt, in denen statt des Blutes von *Dentalium* das Blut von *Chaetopterus*-Weibchen verwendet wurde.

Aus diesem Resultat läßt sich der Schluß ziehen, daß auch den im Blute von *Chaetopterus* oder *Dentalium* enthaltenen Stoffen die Eigenschaft der antagonistischen Wirkung des Spermas zukommt.

Die Vermutung, daß sich etwa die antagonistische Wirkung des Spermas auf das Blut zurückführen lasse, welches beim Ausschneiden der Gonaden das Sperma verunreinigen könnte, erwies sich als unrichtig, da die antagonistische Wirkung auch bei spontan von den Tieren entleertem Samen zum Vorschein kommt.

Beachtung verdient auch noch der Umstand, daß zeitweiliges Erwärmen des *Dentalium*-Spermas, wobei die Spermatozoen abgetötet werden, zwar die antagonistische Wirkung dieses Samens gegenüber dem Echinidensperma etwas herabsetzt, sie jedoch nicht vollkommen aufhebt.

Endlich wurde auf Grund weiterer Versuche festgestellt, daß die befruchtungshemmende Wirksamkeit der Spermagemische zuerst von der Zeit abhängt, durch welche die fremdartigen Spermen vor dem Besamungsakt der Eier aufeinander gewirkt haben und sodann auch von der absoluten Konzentration des Spermagemisches im Kulturglase.

Endlich wurden noch von Godlewski spezielle Experimente angestellt, um das Problem zu entscheiden, ob die antagonistische Wirkung fremdstammiger Spermen in der wechselseitigen Beeinflussung der Spermatozoen besteht, oder ob dieses Gemisch die Eier beeinträchtigt, so daß sie ihre Entwicklungsfähigkeit einbüßen, oder endlich, ob beide Eventualitäten in unserem Fall in Betracht kommen.

Die Experimente, auf deren genauere Schilderung ich hier verzichten muß, ergaben, daß vorerst nur die Spermatozoen aufeinander einwirken und einander in der Ausübung ihrer entwicklungserregenden Tätigkeit hemmen, daß jedoch später auch die Eier angegriffen werden. Dieser die Dottermembranbildung hemmende Einfluß läßt sich aber aus den Eiern durch Ausspülung beseitigen, sodann büßen sie aber ihre Befruchtungsfähigkeit ein.

Die von Godlewski entdeckte Erscheinung des Antagonismus zwischen der entwicklungserregenden Wirkung von fremdstammigen Spermaarten scheint auch in bezug auf das Problem des Entwicklungsreizes von Belang zu sein. Die Untersuchungsresultate sprechen für die Lysinhypothese von Loeb. Wir haben bereits gehört, daß nach dieser Hypothese „der formative Reiz des Spermatozoons oder wenigstens diejenige Substanz desselben, welche die Membranbildung hervorruft, ein im Spermatozoon enthaltenes Lysin ist". Und wir haben in der Tat gesehen, daß sowohl das Sperma von *Dentalium* und *Chaetopterus*, wie auch das Blut derselben Tiere solche cytolytisch

wirkende Lysine enthalten müssen. Wie läßt sich aber die Tatsache der antagonistischen Wirkung von Spermen der zwei verschiedenen Tierformen mit dieser Auffassung vereinbaren? Jedes muß doch Lysine enthalten, da jedes auch die erste Anregung zur Parthenogenese gibt. Das Sperma von *Sphaerechinus* erzeugt die Dottermembran am gleichartigen Ei, die gleiche Wirkung besitzt sowohl das Sperma als auch das Blut von *Chaetopterus* und die Membranbildung ist als Ausdruck der beginnenden Cytolyse aufzufassen; bei längerer Einwirkung des Blutes oder des Spermas dieser fremdartigen Tiere tritt in der Tat der Zerfall des Echinideneies ein, welcher die weitergehende Cytolyse herbeiführt.

Wenn man in der serologischen Literatur Umschau hält, so kommt man zu der Ueberzeugung, daß die Erscheinung des Antagonismus der Spermatozoen von verschiedenen Tierstämmen Analogien in den Erscheinungen der hämolytischen Wirkungen von Seren verschiedener Tierarten besitzt, welche die Hypothese der Entwicklungserregung von J. Loeb aufs schönste bestätigen. H. Buchner (34) hat nämlich in seinen Untersuchungen über die bakteriziden und globuliziden (hämolytischen) Wirkungen des Blutserums festgestellt, daß in dieser Hinsicht die Sera gewisser verschiedener Tierarten einander gegenseitig beeinflussen. „Da Typhusbacillen durch aktives Hundeserum ebenso wie durch frisches defibriniertes Kaninchenblut energisch abgetötet werden, sollte man von vornherein erwarten, daß eine Mischung beider Körperflüssigkeiten ebenfalls tötend auf Typhusbacillen einwirken werde.“ Die von Buchner in dieser Hinsicht angestellten Versuche haben das Gegenteil erwiesen. „Reines Kaninchenblut — berichtet Buchner über seine Versuchsresultate — wirkte demnach innerhalb 4 Stunden kräftig tötend auf die ausgesäten Typhusbacillen; aber ein Zusatz von $^1/_5$ Volumen des an sich noch stärker tötenden Hundeserums vernichtete diese Wirkung vollständig und das Gemisch verhält sich genau, wie ein durch Erwärmen inaktiviertes Kaninchenblut.“ Noch deutlicher tritt dieser gegenseitige Antagonismus der Sera in bezug auf die Blutzellen hervor, was ebenfalls zum erstenmal von H. Buchner (34) ermittelt wurde. Der genannte Autor verfuhr in der Weise, daß er die hämolytischen Eigenschaften von Hundeserum, Kaninchenserum und dem Gemisch dieser beiden Sera auf das Meerschweinchenblut untersuchte. Es ist dabei zu beachten, daß in den Buchnerschen Versuchen die Zeitdauer des Aufbewahrens der Gemische vor ihrer Verwendung zur Hämolyseprobe in einer Versuchsreihe 4 Stunden, in der anderen 24 Stunden betrug. „Nach 24-stündigem Kontakt bei 16^0 hatte somit ein Gemisch von einem Teil Hundeserum mit drei Teilen Kaninchenserum die Aktivität auf Meerschweinchenzellen völlig eingebüßt, während die getrennt aufbewahrten Kontrollproben von Hunde- und Kaninchenserum ihre volle Wirkung behielten. Zugleich ergibt sich der weitere Hinweis, daß es einer gewissen Temperatur und einer längeren Zeitdauer bedarf, damit diese gegenseitige Einwirkung eine maximale wird.“

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß hier eine weitgehende Analogie zwischen der antagonistischen Aktion der fremdartigen Sera und der antagonistischen Wirkung der fremdstammigen Spermen vorliegt. Diese Analogie bestätigt nach meiner Ueberzeugung die Loebschen Ansichten über die Natur der membran-

erzeugenden Prozesse, daß das Wesen der Membranerzeugung in der oberflächlichen Cytolyse besteht, welche an der Oberfläche des Eies stattfindet. Die Cytolyse und Hämolyse sind eigentlich vollständig analoge Erscheinungen. In Anbetracht der Resultate von Buchner, welche auch durch die Forschungsresultate von Müller (176) ihre Bestätigung gefunden haben, konnte man vermuten, daß auch in der cytologischen Wirkung antagonistische Erscheinungen hervortreten können. Die Vermutung wurde durch die Befunde Godlewskis bestätigt.

Das Problem des Antagonismus von fremdartigen Spermen muß noch weiter erforscht werden, um zu ermitteln, wie weit seine Verbreitung reicht. Die Untersuchungen von Godlewski bezüglich der Kombination des Spermas von Echiniden und Comatuliden ergaben negative Erfolge, wahrscheinlich eignet sich diese Kombination nicht gut dazu.

Kupelwieser (109) versuchte mit Molluskensperma die antagonistische Wirkung zu prüfen, sein Versuch war jedoch ganz verfehlt; er verwendete zu *Strongylocentrotus*-Eiern „*Mytilus*-Sperma in starker Konzentration und erzielte damit keine Membranabhebung. Nach 10, 30, 60 und 140 Minuten wurden Eiportionen entnommen und mit *Strongylocentrotus*-Sperma befruchtet. In allen vier Portionen haben praktisch alle Eier sofort Membranen abgehoben und entwickelten sich normal. Dieser Versuch beweist auch — sagt weiter Kupelwieser (109) — daß eine antagonistische Wirkung, wie sie Godlewski für *Sphaerechinus* und *Chaetopterus* fand, und die sich in Befruchtungsfähigkeit der Eier äußert, jedenfalls bei Verwendung von *Mytilus*-Sperma nicht zu beobachten ist.“ Nach meiner Beobachtung konnte Kupelwieser bei solcher Versuchsanstellung keinen positiven Erfolg erhalten. Ich habe bereits oben darauf hingewiesen, daß die antagonistische Spermenwirkung sich nur dann äußert, wenn man zwei Spermaarten eine gewisse Zeit aufeinander einwirken läßt, bevor man sie zur Besamungsprobe verwendet. Das ist, wie oben erwähnt, eine ähnliche Erscheinung, wie bei dem hämolytischen Antagonismus. In der von Kupelwieser getroffenen Anordnung wurde dies aber versäumt. Daß der negative Erfolg nicht auf das von ihm verwendete Material, sondern auf mangelhaftes Experimentieren zurückzuführen ist, geht aus der neuen, an umfangreichem Material sehr schön durchgeführten Arbeit von M. Herlant (77, 78) hervor. Er besamte *Strongylocentrotus*-Eier mit Sperma derselben Art, welches jedoch mit Sperma der Archontochiten *Patella*, der Mollusken *Tapes* und *Mytilus* und der Tunicaten *Ciona* und *Ascidia* vermischt wurde. Alle diese Kombinationen ergaben in seinen Händen gute Resultate. Sein Hauptaugenmerk richtete er aber auf den Einfluß des Spermas von *Patella* auf Echinideneier. Er konstatierte ebenfalls, daß die antagonistischen Wirkungen erst nach einige Zeit dauernder Beeinflussung des fremdstammigen Spermas zum Vorschein kommen.

Um diese Erscheinung demonstrativ zu illustrieren, stellte Herlant folgendes Experiment an. In einen großen Tropfen Seewasser, welchem das Sperma von *Patella* hinzugesetzt wurde, brachte er die Eier von *Strongylocentrotus*. In das Zentrum dieses Tropfens, welcher sich auf dem Objektträger befand und sehr bequem unter dem Mikroskop beobachtet werden konnte, wurde sehr vorsichtig ein kleiner

Tropfen *Strongylocentrotus*-Sperma gebracht. Es diffundiert vom Zentrum des Präparates nach der Peripherie, so daß nach einiger Zeit ein Gemisch des Spermas von *Strongylocentrotus* und *Patella* hergestellt ist. Die Komponenten des Gemisches im Zentrum des Tropfens bleiben am kürzesten miteinander im Kontakt, je weiter man gegen die Peripherie des Präparates geht, um so mehr Elemente von *Strongylocentrotus*-Sperma trifft man, welche später dorthin diffundierten, also mit dem fremdstammigen Sperma länger in Kontakt standen. Betrachtete man nun das Präparat nach 20 bis 30 Minuten, so fand sich, daß im Zentrum alle Eier befruchtet und mit Membran umgeben waren, daß aber nach der Peripherie hin der Prozentsatz befruchteter Eier abnahm. Diese Erscheinung ist, wie HERLANT richtig betont, darauf zurückzuführen, daß die Eier unter dem Einfluß des Spermagemisches standen, welches infolge des länger dauernden Kontaktes der beiden Gemischkomponenten seine antagonistische Wirkung bereits äußert, resp. seine Befruchtungsfähigkeit eingebüßt hat.

Die Frage, ob bei der antagonistischen Wirkung die Spermatozoen oder die Eier angegriffen werden, entscheidet der belgische Forscher dahin, daß der Einfluß sich ausschließlich auf die Samenfäden erstreckt. Es ist ihm im Gegensatz zu den früheren Untersuchungen von GODLEWSKI gelungen, bei solchen Eiern, welche unter dem Einfluß solcher Spermagemische einige Zeitlang verweilt hatten, nach gründlichem Auswaschen durch Zentrifugieren im Seewasser wieder ihre Befruchtungsfähigkeit herzustellen.

HERLANT (78) hat in seiner Arbeit die Befunde von GODLEWSKI bestätigt, daß die befruchtende Eigenschaft des Spermas auch durch Zusatz von fremdartigem Blute des Tieres aufgehoben werden kann.

Was für Faktoren diese Befruchtungseigenschaft hemmen, ist bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse schwer zu entscheiden. HERLANT vermutet, daß das Gemisch von zwei Spermaflüssigkeiten, abgesehen von Spermatozoen als solchen, ein bisher unbekanntes Moment „x“ hervorrufen muß, welchem die Fähigkeit zukommt, die Eioberfläche so zu modifizieren, daß das Spermatozoon dort nicht einzudringen vermag. Dabei wird aber das Ei nach HERLANT nicht verletzt. Im Lichte dieser Hypothese würde es sich eigentlich hauptsächlich „um rein humorale Mechanismen“ handeln[1]). Diese Momente, die hier im Spiele sind, hätten also nur physikalischen Charakter und haben mit nicht-umkehrbaren chemischen Erscheinungen nichts zu tun.

Was die Analogie mit den serologischen Erscheinungen betrifft, so stimmt HERLANT (78) darin mit GODLEWSKI (69) überein, daß besonders in Anbetracht der LOEBschen Hypothese diese Analogie sehr frappant erscheint. Im Anschluß an eine privat von Prof. BORDET geäußerte Meinung empfiehlt HERLANT große Vorsicht in dieser Beziehung. Die allgemein in der wissenschaftlichen Welt anerkannte Autorität von Prof. BORDET, dem wir bekanntlich bahnbrechende Entdeckungen in der Serologie verdanken, ist hier vollständig entscheidend, und ich stimme vollkommen mit den belgischen Forschern

1) „Cette hypothèse — sagt HERLANT — laisse donc l'oeuf et le spermatozoïde au second plan et donne, dans le phénomène inhibitoire qui fait obstacle à la fécondation, la première place à un mécanisme purement humoral.“

überein, daß wir weitere Untersuchungsresultate auf diesem so neu erschlossenen Forschungsgebiet abwarten müssen.

Wichtig für unser Problem sind die neuen Arbeiten von Robertson. In seiner bereits oben besprochenen Arbeit ging Robertson von der Voraussetzung aus, daß nach Loeb die Bildung der Dottermembran den Prozeß der Wasseraufnahme begleitet. Die Membran ist durchlässig für Salze, jedoch nicht oder nur schwer durchlässig für Kolloide. Deswegen vermutete Robertson, daß die Proteine, die Membranbildung verzögern können, da sie dem Ei auf rein osmotischem Wege Wasser entziehen. Aus seinen Versuchen erhellt in der Tat, daß die Dottermembranbildung unter dem Einfluß der Substanzen, welche regelmäßig eine Dottermembran hervorrufen, nicht erfolgt, wenn dem Wasser Proteinsubstanzen, z. B. Ovomukoid, zugesetzt werden. Weder befruchtende Agenzien des Blutserums, noch Buttersäure, Saponin, oder sogar Sperma vermag die Dottermembranbildung unter diesen Umständen hervorzurufen. Dasselbe läßt sich auch über die Cytolyse sagen, welche in Gegenwart von Proteinsubstanzen im Ei mit den gewöhnlich dazu gebrauchten Mitteln nicht stattfindet.

Diese Beobachtungen von Robertson machen die Vermutung wahrscheinlich, daß wir auch beim Antagonismus der Spermawirkung vielleicht mit einer analogen Erscheinung zu tun haben. Es wäre nämlich denkbar, daß das fremdstammige Sperma wegen des Gehaltes an Proteinsubstanzen die Dottermembranbildung verhindert. Es würde sich demnach um den Prozeß der Absorption des Wassers handeln, welches zur Abhebung der Membran nötig ist. Ich halte dies aber bloß für eine Hypothese, welche freilich auch noch viel unaufgeklärt läßt. Es ist nicht gut verständlich, warum nur fremdartiges Sperma diese Wirkung hat, wie auch warum die beiden Flüssigkeiten vorher einige Zeit aufeinander wirken müssen, wenn die antagonistische Wirkung zum Vorschein kommen soll.

Weitere Forschungen auf diesem Gebiete sind noch sehr erwünscht.

5. Polyspermie.

Im vorhergehenden haben wir gehört, daß der Entwicklungsreiz in der Natur gewöhnlich durch den Eintritt des Spermatozoons in das Ei herbeigeführt wird. Vom Männchen werden in der Regel die Spermatozoen auf einmal in größeren Mengen behufs der Befruchtung entleert. Aus dieser Masse jedoch gelangt in der Regel nur ein einziges Spermatozoon in das Ei ein, und gleichzeitig wird ein Zustand im Ei herbeigeführt, welcher das Eindringen mehrerer Spermatozoen nicht zuläßt. Bei manchen Tierformen jedoch dringen regelmäßig mehrere Spermatozoen in das Ei ein, und diese Erscheinung wird in der Zeugungsphysiologie als Polyspermie bezeichnet. Polyspermie oder Mehrbefruchtung kommt in manchen Tierformen regelmäßig vor; ein solcher Prozeß wird als physiologische Polyspermie bezeichnet. In anderen Tiergruppen kann die Polyspermie ebenfalls vorkommen, sie tritt hier aber als anormale Polyspermie auf, und zwar entweder indem zwei Spermatozoen oder mehr auf einmal, gleichzeitig, in das Ei eindringen, oder auch nachein-

ander, wenn das Ei derart verändert ist, daß nachträgliches Eindringen der Samenfäden nach bereits erfolgter Befruchtung möglich ist.

Die physiologische Polyspermie wurde von J. Rückert (193—197) an Selachierkeimen entdeckt. Bei diesen polylecithalen Keimen waren schon längst die sogenannten Merocytenkerne, Dotterkerne oder Parablastkerne bekannt, die man jedoch als Derivate des Furchungskernes auffaßte. Nun wies Rückert nach, daß die Dotterkerne bereits während und sogar vor der Kopulation der Vorkerne vorhanden sind, ferner daß diese Kerne eine reduzierte Anzahl der Chromosomen enthalten, daß sie auch Spermatozoenköpfchen sehr ähnlich sind, oder daß sich, wenn sie etwa modifiziert sind, ganz genau verfolgbare Uebergangsstadien zu unveränderten Spermaköpfen nachweisen lassen. Auf Grund dieser und noch anderer ganz sicherer Argumente kommt Rückert (195, p. 329) bezüglich der Selachiereier zu folgendem Resultate: „Alle Merocytenkerne der jungen Furchungsstadien, welche eine reduzierte Anzahl von Chromosomen besitzen, sind Abkömmlinge von Spermaköpfen.“ Diese Spermatozoen sind also bei der sogenannten polyspermischen Befruchtung in die Eier eingedrungen. Nur eines von den Spermaköpfen gelangt hier zur Kopulation mit dem weiblichen Vorkern, die übrigen bleiben in gewisser Entfernung zuerst in der Kernscheibe liegen.

Im weiteren Verfolg seiner Studien über diesen Gegenstand fand Rückert (196), daß die Samenfädenköpfe in den polyspermen Selachierkeimscheiben durch ihre Sphären einander abstoßen. Nach der zweiten Furchungsteilung verlassen die Spermakerne, welche bei der polyspermen Befruchtung in das Ei eingedrungen sind und die mit dem Eikern nicht kopuliert haben, die Keimscheibe, sie gelangen in den mit Dotter ausgefüllten Raum, so daß in der Keimscheibe nur die Furchungskerne zurückbleiben. Der Austritt der Spermakerne kommt durch das Ausstoßungsvermögen der Kerne zustande, da sie durch die Sphären der Furchungskerne hinausgedrängt werden; hierauf erfahren sie langsam gewisse Veränderungen, besonders wenn die Umgebung aus grobkörnigem Dotter besteht. In diesem Medium gehen sie bald zugrunde. In feinkörnigem Dotter wandeln sich die Spermatozoenköpfe zu Kernen um, sie vermögen jedoch keine Furchung des plasmatischen Materials durchzuführen. Es ist jedoch für die physiologische Polyspermie sehr charakteristisch, daß die Kerne nie miteinander verschmelzen, sondern ihre Individualität beibehalten.

Die von Rückert für die Selachier entdeckte Erscheinung der physiologischen Polyspermie wurde durch Forschungen an anderem tierischen Material vielfach bestätigt. Es ist überflüssig, sich hier mit allen diesbezüglichen Darstellungen der Autoren eingehender zu befassen; ich möchte nur darauf hinweisen, daß die physiologische Polyspermie sowohl bei Evertebraten als auch bei Wirbeltieren festgestellt wurde. So hat Henking (71) in seiner Arbeit über Befruchtung bei Insekten die physiologische Polyspermie bei *Agelastica*, *Lasius*, *Pyrrhocoris* beobachtet, wo gewöhnlich zwei bis drei Spermatozoen in das Ei hineindringen. Montgomery (170) hat bei der Spinne *Pheridium* sehr häufig Polyspermie konstatiert.

Bei Bryozoen soll nach den Angaben von K. Bonnevie (20) Polyspermie in der Regel vorkommen, einer von den Kernen soll dort den männlichen Vorkern liefern, alle anderen sind Träger des für den Stoffwechsel der Zelle nötigen somatischen Chromatins. Fig. 274

zeigt ein eben polysperm befruchtetes Ei vom *Membranipora papillosa,* in welchem man zahlreiche Spermatozoen meistens spiralig aufgerollt sieht.

Noch häufiger begegnet man der physiologischen Polyspermie bei dotterreichen Eiern der Wirbeltiere. So konnte OPPEL (182) bald nach Erscheinen der Arbeit RÜCKERTS, welche in dieser Hinsicht grundlegend ist, bei den Reptilien bei *Anguis* die physiologische Polyspermie nachweisen, auch in den Angaben von NICOLAS (178—180) findet sich bei der Blindschleiche die Bestätigung der Erscheinung der polyspermen Befruchtung. Bei Vögeln soll, wie PATTERSON (184) beim Huhn und HARPER (66a) bei Tauben gezeigt haben, die Ueberfruchtung in der Regel vorkommen.

Was die Eier von Urodelen betrifft, so ist bisher noch nicht mit Sicherheit ermittelt worden, ob die oft von den Autoren beobobachtete Polyspermie [FICK (52) beim Axolotl, BRAUS (33) bei *Triton* u. a.] als physiologische oder bloß als recht häufig beobachtete abnorme Erscheinung aufgefaßt werden soll.

Vergleichen wir nun den eigentlichen Befruchtungsvorgang bei Tieren mit physiologischer Polyspermie mit dem bei solchen Tiergruppen,



Fig. 274. Physiologische Polyspermie im Bryozoenei von *Membranipora papillosa* Nach K. BONNEVIE (20).

wo die Eier monosperm befruchtet werden, so muß zuerst darauf hingewiesen werden, daß auch bei physiologischer Polyspermie zur Kopulation mit dem weiblichen Vorkerne nur ein Spermatozoonkopf gelangt und die Nebenspermatozoen eine ganz sekundäre Rolle spielen. Am wichtigsten jedoch erscheint die Frage, warum die Kopulation des weiblichen Vorkernes mit mehreren Spermaköpfen schädlich sein könnte, warum also bei den meisten Tieren nur ein einziges Spermatozoen eindringen kann, wenn die Entwicklung regelmäßig verlaufen soll, und über welche Mechanismen das Ei verfügt, um Polyspermie zu verhüten.

Um diese Fragen zu ermitteln, müssen wir zuerst die Erscheinung der abnormen Polyspermie näher kennen lernen.

Die Polyspermie tritt oft als Anomalie bei verschiedenen Tieren auf, bei denen in der Regel sich monosperme Befruchtung vollzieht,

und wird gewöhnlich als Folge des gleichzeitigen Eindringens von zwei oder mehreren Samenfäden in das Ei betrachtet. An dem klassischen Material der Befruchtungsstudien, den Echinideneiern, kann man sehr oft das Bild der Polyspermie beobachten. Es ist jedoch zu beachten, daß sich hier in der Regel keine Abstoßungserscheinungen im Verhalten der Spermaköpfe im Ei nachweisen lassen, so daß zwei oder mehrere männliche Vorkerne mit dem weiblichen Vorkern kopulieren. Fig. 275 stellt die Kopulation von zwei Spermaköpfen mit dem weiblichen Vorkern des Echinideneies dar.

Die Polyspermie kann auch künstlich hervorgerufen werden, wie es O. und R. Hertwig in ihren klassischen Studien über den Einfluß äußerer Faktoren auf den Befruchtungsvorgang zu ermitteln suchten. „Polyspermie — sagen diese Autoren — kann durch chemische, thermische und mechanische Eingriffe herbeigeführt werden, und zwar wird die Zahl der befruchtenden Spermatozoen in demselben Maß vermehrt, als die Intensität und die Einwirkungsdauer der angewandten Agenzien gesteigert werden. Nur bei Erwärmung scheint ein Punkt einzutreten, von welchem ab die Vermehrung der Spermatozoen nicht allein aufhört, sondern die Befruchtung sogar ganz unterbleibt, ein Punkt, der übrigens noch genauer verfolgt zu werden verdient.“ (O. und R. Hertwig, 84, p. 135.)

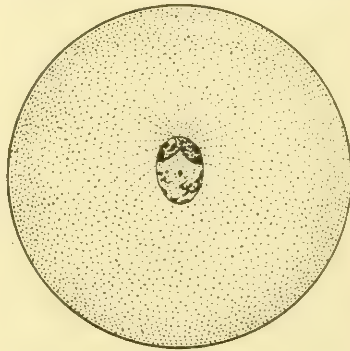


Fig. 275. Polyspermie von *Echinus*. Zwei Spermaköpfe mit weiblichem Vorkern in Kopulation. (Nach dem Präparat des embryologisch-biologischen Instituts in Krakau.)

Leider wurden jedoch später die Bedingungen der Ueberfruchtung und die Abhängigkeit der Zahl der Spermatozoen von der Intensität des Reizes an diesem so dankbarem Material nicht weiter erforscht. Driesch (46a) hat 83 disperm befruchtete Eier isoliert und sich dabei überzeugt, daß die weiteste Entwicklungsstufe eine krankhafte Blastula bildet, die sogenannte Stereoblastula, in welcher das Blastocöl mit schwarzen Körnchen ausgefüllt ist.

Boveri (28) gebührt das Verdienst, diese in biologischer Hinsicht äußerst wichtige Frage nach den Ursachen der schädlichen Wirkung der polyspermischen Befruchtung auf den neu entstehenden Organismus beantwortet zu haben. Der genannte Autor hat zuerst festgestellt, daß die polysperme Befruchtung bei den Echinideneiern am leichtesten durch Besamung mit stark konzentriertem Sperma gelingt. Die Anfangsstadien des gewöhnlichen Entwicklungstypus von disperm befruchteten Eiern waren bereits aus älteren Literaturangaben bekannt. Nach der Kopulation des weiblichen Vorkernes mit den beiden Spermaköpfen treten gleichzeitig gewöhnlich vier, seltener drei Astrosphären auf. Haben wir es mit vier Astrosphären zu tun (Tetrastertypus), so muß ihre Genese auf die Teilung der beiden Spermazentren zurückgeführt werden; den sogenannten Triastertypus erklärt Boveri dadurch, daß nur

das eine Spermazentrum geteilt, das andere dagegen in der Teilung zurückgehalten wird. Im ersteren Fall entsteht eine vierpolige im letzteren eine dreipolige Mitose, da zwischen den Sphären achromatische Spindeln gebildet werden. Nur äußerst selten tritt der Fall ein, daß die Teilung der beiden Spermazentren verhindert wird und in der Regel daraus eine zweipolige Mitose resultiert. Ebenso selten ist die Entstehung eines sogenannten Doppelspindeltypus oder doppelten Amphiasters, welcher dann zustande kommt, wenn nur der eine Spermakern sich mit dem Eikern vereinigt, der andere dagegen im Eiprotoplasma selbständig verbleibt, so daß zwei voneinander unabhängige karyokinetische Spindeln entstehen.

Hier habe ich bloß einen Typus der polyspermischen Befruchtung geschildert, Boveri hat auch andere beobachtet, in denen die Zentrosomen eine andere Stellung im Ei einnehmen. In fast allen Typen hat die Dispermie zur Folge, daß im ungeteilten Plasmaterritorium mehrpolige Mitosen entstehen. Boveri geht in seiner weiteren Besprechung des Verlaufes solcher Teilungen von der Voraussetzuug aus, daß nicht der Kern die Zahl der Teilungspole bestimmt, sondern daß sich diese aus der Zahl der vorhandenen Cytozentren und den ihnen innewohnenden Vermehrungsgesetzen ergibt. „Der Kern teilt sich nicht, sondern er wird geteilt.“ Die Kernmembran wird jetzt nach Ausbildung der achromatischen Spindel aufgelöst, und die Chromosomen, welche durch zwei Spermaköpfe und einen weiblichen Vorkern geliefert werden, treten in Mitose auf. „Die einzelnen Chromosomen — sagt Boveri — sind nicht für bestimmte Zentrenpaare prädestiniert, sondern ihre Einordnung zwischen die Sphären einer mehrpoligen Figur ist Sache des Zufalls.“

Die Einteilung der Chromosomen an verschiedene Zentren der mehrpoligen Mitose muß zu gewissen Veränderungen in der Kernzusammensetzung führen, wenn man die Verschiedenwertigkeit der Chromosomen annimmt. In der bipolaren Mitose verdoppelt sich bekanntlich die Chromosomenanzahl, und aus jedem Chromosom resultieren zwei chromatische Elemente, welche zu entgegengesetzten Polen wandern. Die Tochterkerne enthalten demnach nicht nur dieselbe Zahl von Chromosomen, sondern haben auch qualitativ denselben Charakter wie der Mutterkern.

Bei dieser Voraussetzung, daß die Chromosomen sich voneinander qualitativ unterscheiden, wird sich das Resultat der mehrpoligen Mitose ganz anders gestalten. Im Sinne der Regel, daß die Verteilung der Chromosomen zwischen mehrere Sphären eine rein zufällige ist, wird sich um die einzelnen Cytozentren eine recht verschiedene Anzahl von Chromosomen sammeln. Ist die Annahme richtig, daß die einzelnen Chromosomen qualitativ ungleichwertig sind, so muß sich daraus der notwendige Schluß ergeben, daß in solchen Tochterkernen immer eine ungleiche Anzahl von Chromosomen an deren Aufbau teilgenommen hat und daß sich diese ebenfalls qualitativ voneinander unterscheiden müssen. Ein konkreter Fall wird uns die Sache näher erklären: Das Ei von *Strongylocentrotus lividus* besitzt nach allen neueren Literaturangaben in den somatischen Elementen 36 Chromosomen. Wir nehmen an, daß das Ei disperm befruchtet wurde. Nachdem sich der Eikern mit zwei Spermakernen vereinigt hat, enthält der einheitliche Furchungskern $3 \times 18 = 54$ Chromosomen. Nehmen wir jetzt an, daß dieses disperm befruchtete Ei einen Tetra-

stertypus darstelle, so werden sich die 54 Chromosomen ungleichmäßig auf die vier Spindeln verteilen. Das der BovERIschen Arbeit entnommenene Diagramm (Fig. 276) veranschaulicht uns eine solche Verteilung der Chromosomen. Jede Spindel enthält eine andere Anzahl von Chromosomen (in Fig. 276 z. B. 6, 12, 10, 26). Jedes von diesen chromatischen Elementen teilt sich in zwei Tochterchromosomen; in Fig. 277a ist schematisch die Zahl der Chromosomen bezeichnet, welche im Diasterstadium (vgl. p. 513) der mehrpoligen Mitose wahrgenommen werden kann. Es leuchtet ein, daß die aus diesen Chromosomen entstehenden Tochterkerne hinsichtlich der Anzahl ihrer chromatischen Komponenten (Fig. 277 b) voneinander differieren müssen. Die Größe der Kerne in dem durch simultane Kernteilungen entstandenen Blastomeren ist in der Tat recht verschieden und wenn man eine qualitative Verschiedenartigkeit der Chromosomen annimmt, müssen auch einzelne Kerne qualitativ voneinander verschieden sein. Die qualitative Verschiedenartigkeit der Chromosomen geht aus besonderen Experimenten von Boveri hervor:

Dieser hat entweder die aus polyspermer Befruchtung entstandenen Keime als ganze Keime weiter kultiviert, oder sie in einzelne Blasto-

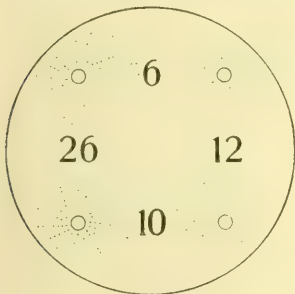


Fig. 276.

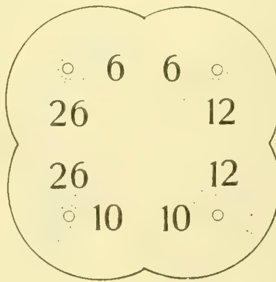


Fig. 277 a.

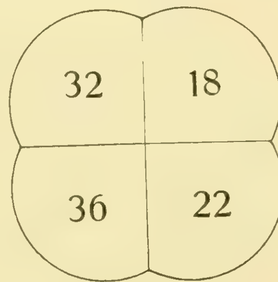


Fig. 277 b.

Fig. 276 u. 277 a u. b. Diagramme zur Veranschaulichung der Chromosomenverteilung in polyspermen Eiern während der ersten mehrpoligen Mitose. Nach Boveri (28).

mere zerlegt (Methode von C. Herbst) und die Entwicklung einzelner Blastomere verfolgt.

In denjenigen Kulturen, in welchen jeder Keim als Ganzes gezüchtet wurde und spätere Entwicklungsstadien erreichte, entwickelten sich nicht alle Körperbezirke gleichmäßig; die einen sahen z. B. krankhaft aus, die anderen erschienen bedeutend kräftiger. Dasselbe Resultat ergab die Kultur einzelner Blastomeren. Bei der Zerlegung eines monosperm befruchteten Keimes in einzelne Blastomeren entwickeln sich bekanntlich die Blastomeren zu normalen kleinen Plutei. Andere Resultate ergaben die Kulturen von disperm befruchteten und in Blastomeren zerlegten Keimen. Boveri hat hier festgestellt, daß die Entwicklungsfähigkeit der aus diesen isolierten Blastomeren hervorgegangenen Partialkeime sich als recht verschieden gestaltet erwies. Diese Verschiedenheit des Entwicklungsverlaufes begann besonders vom Blastulastadium an. So kann z. B. ein dispermer Partialkeim schon im Blastulastadium krankhaft werden und absterben, ein anderer entwickelt sich zum Gastrulastadium, aus dem dritten Blastomer resultiert ein Zellklumpen, der vierte kann sich bis zum Beginn des Pluteusstadiums entwickeln.

Diese Ungleichheit der Entwicklungseigenschaften von verschiedenen Blastomeren läßt sich nach der von Boveri musterhaft durchgeführten Analyse auf die Verschiedenartigkeit der Chromosomen zurückführen. Boveri weist nämlich nach, daß dies weder vom Protoplasma, noch von den Zentren abhängen kann, es erübrigt also bloß die Verschiedenartigkeit einzelner Chromosomen, welche hier in Betracht kommen kann. Sind die Chromosomen wirklich in ihren Eigenschaften verschieden, so muß als weitere Konsequenz gefolgert werden, daß der normale Entwicklungsverlauf nur dann möglich ist, wenn im gegebenen Kerne sich eine genau bestimmte Chromosomengruppe einfindet. Es liegt auf der Hand, daß die Verwirklichung dieses Postulates in einem disperm befruchteten Keime, welcher seine Entwicklung mit mehrpoliger Mitose beginnt, wo die Verteilung der Chromosomen eigentlich vom Zufall abhängt, sehr schwierig ist. Diese anomale Verteilung von verschiedenwertigen Chromosomen an die Tochterkerne, also abnorme Kombinationen der Chromosomen und der daraus folgende Mangel an allen zur normalen Entwicklung erforderlichen chromatischen Elementen liegen der Pathologie der dispermen Keime zugrunde.

Boveri hat also in seiner geistreichen Analyse der Entwicklung disperm befruchteter Eier auch auf diesem biologischen Gebiete, wie auf vielen anderen, die brennende Frage nach der Ursache der Schädlichkeit der Polyspermie gelöst.

Besondere Besprechung verdient die Polyspermie bei Anuren, deren genauere Erforschung wir den Autoren Brachet (29, 30) und Herlant (75, 76) verdanken. Die Polyspermie wurde bei *Rana* schon früher von Roux (192, p. 362) beobachtet, und zwar am Ende der Laichperiode, und von demselben Autor auch künstlich hervorgerufen durch Behandlung des zur Besamung verwendeten Samens mit starker, 1—2-proz. Kochsalzlösung. Auch Born (21) hat den eigentümlichen Furchungstypus der polyspermen Eier beobachtet und bezeichnet sie als Barockfurchung. Brachet (29, 30) gelang es, die Polyspermie experimentell hervorzurufen, indem er sich der Boverischen Methode zu diesem Zwecke bediente, indem er nämlich die Eier längere Zeit (bis 30 Minuten) in stark konzentriertem Samen hielt. Bei dieser Behandlung drangen 2—100 Spermatozoen in das Ei ein. Der Grad der Polyspermie ist nach Brachet von der Spermakonzentration und dem Maturitätsstadium des Eies abhängig. Er untersucht nun die Folgen der Polyspermie bei denjenigen Eiern, welche mit mehr als drei Samenfäden befruchtet wurden, und fand bei der Entwicklung solcher polyspermen Eier, besonders wenn sie nicht mit mehr als 12 Spermatozoen befruchtet worden sind, eine sehr interessante Erscheinung, welche dazu dient, den schlimmen, uns bereits von der Entwicklung der Echiniden bekannten Folgen der Polyspermie vorzubeugen: die einzelnen Spermaköpfe verschmelzen nicht wie bei Echiniden mit weiblichem Vorkern und bilden keine mehrpoligen Mitosen, sondern bemächtigen sich besonderer Plasmaterritorien, die in dieser einheitlichen Plasmamasse voneinander unabhängige Bereiche bilden. Brachet führt für diese Gebilde den Namen der spermatischen Synergiden ein.

Die gegenseitige Abstoßung einzelner Spermaköpfe, welche so deutlich beim Froschei zutage tritt, wurde, wie ich bereits oben erwähnt habe, bei den Selachiereiern in der regelmäßig dort vorkommenden physiologischen Polyspermie von Rückert (194—196) schon früher beschrieben. Dort werden die akzessorischen Spermaköpfe vollständig aus der Keimscheibe eliminiert und nehmen an der weiteren Entwicklung keinen wesentlichen Anteil, während sie hier als Kernapparat in dem weiteren Entwicklungsverlauf mitwirken. Aber auch hier erfolgt, wie wir bei der physiologischen Polyspermie gesehen haben, die Kopulation des weiblichen Vorkernes mit nur einem Spermakerne. Die Auswahl des Spermakernes ist ein Werk des Zufallls, sie hängt davon ab, in welche Synergidensphäre dieser weibliche Pronucleus gelangt[1]).

Nach 2—3 Stunden beginnt die Karyokinese in dem polyspermen Ei, und zwar beginnt sie gleichzeitig in allen spermatischen Köpfen, welche in das Ei eingedrungen sind. Fig. 278 zeigt die Mitose von fünf spermatischen Kernen (darunter wahrscheinlich ein Kopulationskern), und diese Karyokinese bildet die Einleitung zur Teilung des bisher einheitlichen plasmatischen Territoriums, indem die Teilungsebenen senkrecht zu den Kernteilungsspindeln stehen. Jede der so gebildeten Blastomeren enthält zwei Spermahalbenergiden, alle nehmen sodann an dem Körperbau des Embryo teil. Die meisten Embryonen sterben ab, eine Anzahl von ihnen entwickelt sich aber wenigstens 4 Tage und kann ausgeschlüpfte, fast normale Larven ergeben.

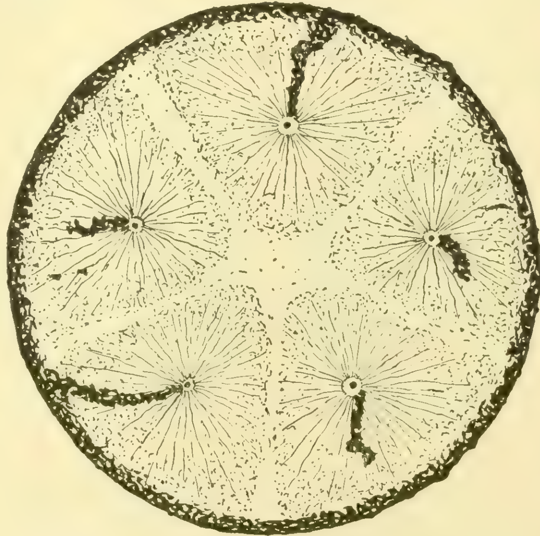


Fig. 278. Ein polyspermisch befruchtetes Froschei mit fünf Spermasynergiden. Nach Brachet (29).

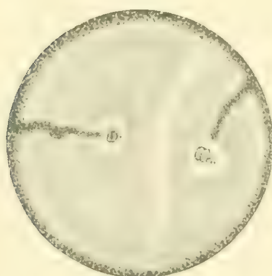
Bei stärkerer Polyspermie können sich die Eier überhaupt nicht entwickeln, die Spermasynergiden sind hier offenbar zu klein, die Kerne kopulieren miteinander, und es kommt dadurch zur Bildung von Kernhaufen und Kernketten, besonders wenn die Zentrosomen in Aktion getreten sind.

Herlants Studien beziehen sich auf die Polyspermie des Frosches, und zwar auf di- und trisperm befruchtete Eier. Die der Arbeit von Herlant entnommenen Figg. 279—281 zeigen zwei und drei Sperma-

1) „Tout ces faits prouvent, d'abord qu'il n'y a jamais qu'un seul noyau spermatique qui copule avec le pronucleus femelle, et ensuite, que celui-ci ne choisit nullement le noyau auquel il s'unira. C'est le hasard de la pénétration des spermatozoïdes qui décide de tout.“ (Brachet, 29, p. 286.)

köpfe im Innern des Froscheies. Jedem Spermakopfe folgt die Pigmentstraße, welche von van Bambeke (6, 7) zum erstenmal nachgewiesen, von W. Roux (192, p. 368) näher erforscht und in ihrem ersten Teil als Penetrationsbahn bezeichnet wurde. Diese Pigmentstraße charakterisiert die Richtung der Wanderung des Spermakopfes. Betrachtet man genau die Richtungen der einzelnen Pigmentstraßen, so kann man mit Herlant zu dem Schluß gelangen, daß man schon danach die gegenseitige Abstoßung einzelner Spermaköpfe feststellen kann. Die Spermaköpfe streben danach, das Zentrum der einzelnen Synergiden einzunehmen; infolgedessen ist die Pigmentstraße der Penetrationsbahn nicht immer geradlinig. Die Lagerung einzelner Spermaköpfe im Ei ist nach Herlant als Resultat von zwei Hauptfaktoren zu betrachten: 1) des Bestrebens, auf möglichst breitem Territorium ihre repulsive Tätigkeit (Irradiation) zu entfalten und 2) das Zentrum dieses Territoriums einzunehmen. In Anbetracht der Unabhängigkeit einzelner Territorien muß nach Herlant (76) jede Synergide als eine besondere morphologische und physiologische Einheit aufgefaßt werden.

Fig. 279—281 zeigen ferner den Kopulationsprozeß in polyspermen Eiern. Wir ersehen daraus, daß die Kopulation des weiblichen Vorkernes nur mit einem männlichen Pronucleus stattfindet,


Fig. 279.

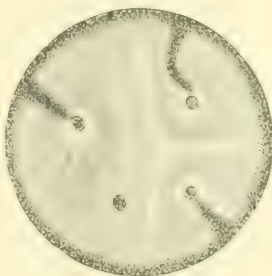

Fig. 280.


Fig. 281.

Fig. 279—281. Polyspermische (di- und trispermische) Befruchtung des Froscheies. In Fig. 279 und 281 ist der Karyogamieprozeß wahrnehmbar. Nach Herlant (76).

und zwar mit demjenigen, welcher seine Einflußsphäre eben in der Nähe des betreffenden Spermakopfes entfaltet. Im Gebiete dieser Synergide verläuft die Kopulation ganz so wie im monosperm befruchteten Ei [1]).

Die Beobachtungen von Herlant über die gegenseitige Abstoßung einzelner Spermatozoen während und besonders unmittelbar nach der Befruchtung führen den genannten Autor zu der Schlußfolgerung, daß es eben die Spermatozoen sind, welche der Polyspermie entgegenarbeiten („c'est le spermatozoïde qui lutte contre la polyspermie").

Nach der Kopulation beginnt die Teilung des Eies. Herlant hat hier nachgewiesen, daß in trisperm befruchteten Eiern die Furchung

1) „Cela signifie simplement que le pronucleus femelle est compris dès ce moment dans une région où tout ce passera comme si l'œuf était monospermique." (Herlant, p. 168.)

in drei gleich große Blastomeren erfolgt, während die Teilung disperm befruchteter Keime gewöhnlich zwei gleiche Blastomeren ergibt, in seltenen Fällen aber auch ungleiche Blastomeren ergeben kann. Die gleiche Größe der Blastomeren entsteht trotz ungleich großen Synergiden. Die Unterschiede in dem Furchungstypus der di- und trispermischen Eier lassen sich in späteren Furchungsstadien von der Morula ab nicht mehr wahrnehmen. Ich bedaure sehr, auf die Einzelheiten der wirklich sehr geistreich von HERLANT durchgeführten Analyse des Furchungsprozesses hier nicht eingehen zu können, da dies den Rahmen der Physiologie der Zeugung überschreiten würde. Ich muß jedoch als allerwichtigsten Punkt seiner Untersuchungsresultate hervorheben, daß diese Entwicklungsphänomene als direkte Folge der polyspermischen Zeugungsform betrachtet werden müssen. Wir haben gesehen, daß einzelne Spermatozoenköpfe unabhängig voneinander im Froschei liegen, daß sie einander sogar abstoßen. Der Kernteilungsprozeß (Fig. 282, 283) ergibt bei der Furchung eine große Anzahl von Zellen, manche von ihnen sind Derivate des Amphikaryons, welches durch Verschmelzung des weiblichen und des männlichen Vorkernes


Fig. 282.

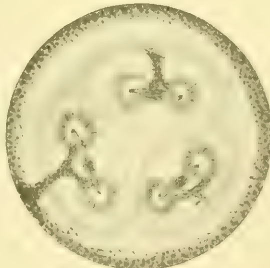

Fig. 283.


Fig. 284.

Fig. 282—284. Karyokinetische Prozesse nach der di- und trispermischen Befruchtung des Froscheies. Nach HERLANT (76).

entstanden ist, andere aber entstehen durch Teilung der Keimterritorien, welche nur den männlichen Kernapparat enthalten. Viele Zellen in dem polyspermisch befruchteten und gefurchten Ei zeichnen sich dadurch aus, daß sie zwei Kerne enthalten, und es kommt, wie aus Forschungen von HERLANT hervorgeht, sehr oft vor, daß in diesen zweikernigen Zellen der eine Kern rein männlich ist, der andere als Derivat des Amphikaryons aufgefaßt werden muß. Die nähere Betrachtung der Fig. 284 belehrt uns sofort darüber, daß in der Tat solche zweikernige Zellen entstehen müssen. Aus derselben Figur kann auch ferner deduziert werden, daß manche von den Zellen zwei Zentren enthalten werden. Wenn nur z. B. die obere Zelle der Fig. 284 ihre Teilung vollenden wird, dann müssen sich in ihr zwei Kerne und zwei Zentren finden.

Die Häufung so vieler Abweichungen in der Gestaltung und der inneren Zusammensetzung der Keimkomponenten kann natürlich auch auf den Verlauf der Furchung nicht ohne Einfluß bleiben. Die Sistierung der Furchung in gewissen Keimbereichen, die nachträgliche Degeneration einzelner Keimpartien wurde mehrmals von HERLANT beobachtet.

Die polyspermen Keime können jedoch dank vielen regulatorischen Vorgängen, welche dort eingreifen, sich noch weiter über die Keimblätterbildung hinaus entwickeln. Das Resultat dieser morphogenetischen Prozesse ist die Entstehung von Larven, die jedoch gewöhnlich stark anormal sind. Fig. 285, welche der Arbeit von Herlant entnommen ist, beweist, daß die Entwicklung bei solchen di- oder trispermischen Larven verhältnismäßig weit vorschreiten kann. Die Lebensfähigkeit solcher Larven ist indessen sehr beschränkt; alle sterben auf früheren oder späteren Entwicklungsstadien ab. Die näheren Untersuchungen von Herlant ergaben, daß das Wesen der Abnormität bei solchen Larven 1) in der zum Vorschein kommenden Asymmetrie und 2) in der Existenz von zwei verschiedenkernigen Regionen besteht. Die eine Region enthält sogenannte Monokaryonten, welche als Abkömmlinge von lauter Spermatozoenköpfen aufzufassen sind, die andere zeichnet sich durch Amphikaryonten, d. i. durch Kerne aus, welche vom Kopulationskern herstammen.

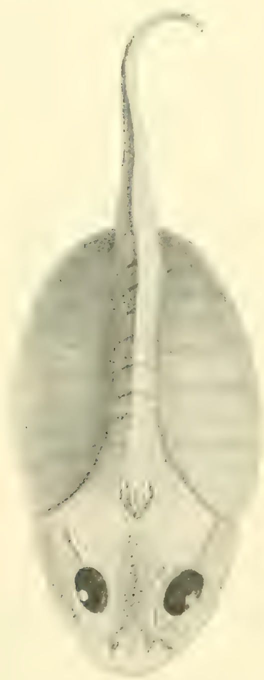


Fig. 285. Froschlarve aus polyspermischer Befruchtung. Nach Herlant (76).

Was die Asymmetrie betrifft, so kann ich dieses Problem hier nicht näher erörtern. Die Analyse dieser Erscheinung, welche von Herlant durchgeführt wurde, stützt sich hauptsächlich auf die Forschungsresultate von W. Roux und Brachet, welche die kausalen Momente der Bilateralität bei monosperm befruchteten Eiern ermittelt haben. Aus Herlants Analyse geht hervor, daß man hier bei polyspermen Keimen die Asymmetrie wirklich erwarten mußte.

Die Verschiedenwertigkeit der Kerne bei polyspermen Keimen liegt nach Herlants Untersuchungen der beschränkten Lebens- und Entwicklungsfähigkeit solcher Embryonen zugrunde. Herlant schließt sich in dieser Hinsicht den Anschauungen von Brachet an, nach welchem solche cytologische Verhältnisse, bei denen in den einen Zellen Monokaryonten, in anderen wiederum Amphikaryonten vorhanden sind, schädlich wirken müssen. Brachet behauptet, daß hier entweder die Armut an Chromatin in den Zellen schädlich wirkt, oder daß die Abnormitäten der Keime auf die Manifestation von geringen spezifischen Eigentümlichkeiten, die jedem Spermatozoon inhärieren, zurückzuführen sind. Das muß nach dem genannten Autor im Laufe der Entwicklung zu gewissen Konflikten führen, welche die für die normale Ontogenese unerläßliche Harmonie stören. Herlant entwickelt diesen Gedanken weiter, er weist auf die Variabilitätsverhältnisse hin, die z. B. aus jeder Variationskurve von Quatelet hervorgehen, und die durch jedes Spermatozoon als bestimmte erblich übertragbare Tendenzen dem Keim eingepflanzt werden; er glaubt, daß so viele

Tendenzen im einheitlichen Plasmaterritorium nicht realisiert werden können, und daß deshalb die Entwicklung nicht richtig verlaufe.

Herlant glaubt, daß die beiden Hypothesen von Brachet, die die Armut an Chromatin und die Unmöglichkeit der Realisierung verschiedener Entwicklungstendenzen betreffen, einander nicht ausschließen, und daß sie sich gegenseitig ergänzen. Daß sie sich wirklich nicht ausschließen, das gebe ich gerne zu; es scheint mir jedoch fraglich zu sein, ob man wirklich von einer zu geringen Quantität des Chromatins in solchen Keimen sprechen darf. Ich will die Schlüsse Herlants und Brachets nicht in Abrede stellen, möchte jedoch darauf hinweisen, daß jeder polysperme Keim als Ganzes eigentlich mehr Chromatin „von Haus aus“ bekommt, als ein monospermer. Berücksichtigt man die Forschungsresultate von Masing (vgl. p. 838), so ergibt sich daraus, daß der Keim mit dem Vorrat an chromatogener Substanz, welchen er im Ooplasma besaß, durch längere Zeit manipulieren muß. Dieser Vorrat wurde unter dem Einfluß des Furchungskernes umgewandelt und verarbeitet. Nun kommt zu jedem polyspermen Keime noch etwas Chromatin aus den überzähligen Spermaköpfen hinzu. Vielleicht ist diese Verarbeitung nicht in entsprechender Weise reguliert, da diese Regulation nicht einem einheitlichen Kernapparat, sondern mehreren Kernen überlassen werden muß. Obschon aber diese erste Hypothese von Brachet und Herlant mir noch diskutabel erscheint, glaube ich, daß die zweite Hypothese vollständig begründet ist und das Problem in befriedigender Weise erklärt.

Die Arbeiten von Brachet und Herlant stellen nach meiner Beurteilung wesentliche und recht bedeutsame Ergänzungen unserer Kenntnisse über Polyspermie dar; dieser vielleicht interessanteste Typus bildet ein Uebergangsstadium zwischen der physiologischen und anormalen Polyspermie und wird vielleicht Anregung zu weiteren Forschungen geben.

Endlich möchte ich noch darauf hinweisen, daß Polyspermie oft bei Kreuzbefruchtungen beobachtet wurde (O. und R. Hertwig, 84, Kupelwieser, 107, Herbst 72, Godlewski, 64 u. a.), wie wir bereits oben besonders bei den Beschreibungen der heterogenen Kreuzungen gehört haben (vgl. p. 838).

Es erübrigt noch die Frage, welche Faktoren und Einrichtungen es den Eiern ermöglichen, Polyspermie zu verhüten. Die Tatsache, daß die Polyspermie überhaupt schädlich wirkt, unterliegt nach dem oben Auseinandergesetzten keinem Zweifel. Wir wissen auch, daß in der Regel die Eier monosperm befruchtet werden. Wie ist es also zu erklären, daß in das bereits befruchtete Ei andere Samenfäden nicht einzudringen vermögen. Die erste Möglichkeit, die sich bei der Betrachtung dieses für die Zeugungsphysiologie sehr wichtigen Problems ergibt, ist die Rolle der Dottermembran, welche sich gleich nach Eindringen des Spermatozoons auf der Eioberfläche erhebt. Es unterliegt keinem Zweifel, daß in normal beschaffenen und unter normalen äußeren Bedingungen sich entwickelnden Eiern die Dotterhaut für die Spermatozoen undurchdringlich ist. Diese Tatsache jedoch berechtigt noch lange nicht zu der Behauptung, daß die Dotterhaut allein die Eier vor der Polyspermie bewahrt. Es ist bekannt, daß die Dottermembran sich von den Eiern einige Minuten nach der Befruchtung oft abschütteln läßt, was sehr leicht z. B. an Echinideneiern durchzuführen ist. Wäre nur die Dottermembran das einzige Mittel um

die Eier mechanisch vor der Polyspermie zu schützen, so müßte man erwarten, daß die Eier, welche künstlich von ihr befreit worden sind, sich sehr leicht polyspermisch befruchten lassen. Das ist jedoch nicht der Fall. Es wurden oftmals solche Versuche gemacht, stets mit negativem Erfolg. Es geht daraus hervor, daß nicht die Befruchtungsmembran als solche, sondern die Befruchtung des Eies selbst die Polyspermie verhindert. Die Befruchtung muß hier einen bestimmten Einfluß auf das Ooplasma ausüben, welcher die Natur des Protoplasmas derart verändert, daß es nicht mehr befruchtungsfähig ist. Schon Delage hat darauf hingewiesen, daß das Ei zwei kritische Phasen durchmacht: die Reifungsphase, von welchem Moment an das Ei befruchtungsfähig wird, und den Moment des Eindringens des ersten Spermatozoons, von welchem ab die anderen Samenfäden nicht mehr einzudringen vermögen. Delage führt dies auf die Veränderungen in dem Zustande des Cytoplasmas zurück. Die von Delage (41a) für die Echinodermen festgestellte Tatsache wurde von E. Wilson (213) für die Nemertinen positiv nachgewiesen. Nicht nur ganze Eier, sondern auch kernlose Eifragmente, welche also nur das Protoplasma enthalten, sind vor der Reifung und nach der Befruchtung nicht mehr befruchtungsfähig.

Es drängt sich aber nach der Feststellung der Tatsache, daß die Unfähigkeit zur Befruchtung von dem veränderten Cytoplasma abhängt, die weitere Frage auf, was für kausale Momente bei diesem Prozeß in Frage kommen, mit anderen Worten, auf welche Weise die Befruchtung diesen Zustand im Protoplasma hervorruft. Herlant zieht aus seinen soeben genau besprochenen Studien den Schluß, daß es eben die Spermatozoen sind, welche der Polyspermie entgegenarbeiten (vgl. p. 896). Das Abstoßungsvermögen innerhalb einer Synergide soll hier diesen Einfluß auf andere Spermatozoen ausüben. Ich will nicht behaupten, daß dieser so überzeugend zuerst von Rückert sodann von Brachet und Herlant nachgewiesene Faktor absolut keinen Anteil an der Abwehr der Polyspermie nimmt, es kommt ihm jedoch sicher hier eine ganz sekundäre Bedeutung zu. Die von Delage und Wilson festgestellte Tatsache, daß die kernlosen Fragmente der vor der Fragmentierung befruchteten Eier nicht mehr befruchtet werden können, bildet den Beweis, daß auch ohne Vorhandensein des Spermatozoons im gegebenen Protoplasma eine wiederholte Befruchtung nicht möglich ist. Auf die Eigenschaften des Protoplasmas in dieser Hinsicht haben zuerst die Gebrüder Hertwig hingewiesen: „Unter allen Umständen müssen wir dem Eiplasma eine die Spermatozoen abweisende Kraft zuschreiben, da ja bei den Bastardierungen Spermatozoen verwandter Arten mit einer nicht zu bewältigenden Energie von der Befruchtung ausgeschlossen werden.“ (O. und R. Hertwig, 84, p. 139). Auch Herbst (72) weist auf die Veränderungen in dem Cytoplasma hin. Von Bedeutung ist in dieser Beziehung die Feststellung der Tatsache, daß man denselben Effekt, d. i. die Unfähigkeit der Befruchtung, durch vollständig vollzogene Anregung zu künstlicher Parthenogenese veranlassen kann. Godlewski (60, p. 305) hat die Echinideneier zur künstlichen Dotterhautbildung durch Behandlung mit CO_2-haltigem Seewasser angeregt und sich überzeugt, daß sogar nach dem Abschütteln der Dotterhaut die nachträgliche Befruchtung mit Spermatozoen unmöglich ist. Es unterliegt keinem

Zweifel, daß dieselben Veränderungen, welche der Dottermembranbildung zugrunde liegen, auch das Cytoplasma gegen Polyspermie resistent machen.

Es ist hier aber zu beachten, daß die leichte Anregung zu künstlicher Parthenogenese, wie sie HERBST angewandt hat, also ohne Erzeugung der Dottermembran die Befruchtung nicht nur nicht beeinträchtigt, sondern sogar die Polyspermie erleichtert. HERBST schließt aus seinen Beobachtungen, daß in solchen Eiern, welche durch Fettsäure einen leichten Anstoß zur Parthenogenese erhalten haben, „der Mechanismus, welcher nach dem Eindringen eines Spermatozoons das Eindringen weiterer Samenfäden unmöglich macht", nicht richtig funktioniert (72, p. 274). Worauf jedoch das Wesen dieses Mechanismus beruht, ist bisher nicht ermittelt und in Anbetracht dessen, daß es sicher mit den dotterhauterzeugenden Faktoren verknüpft ist, wird es sich wahrscheinlich erst dann ermitteln lassen, wenn auch der letzterwähnte Vorgang genauer bekannt sein wird.

Vom Standpunkte der Zeugungsphysiologie aus wäre noch wichtig zu wissen, ob der Prozeß, welcher die befruchteten Eier für die weitere Befruchtung unfähig macht, irreversibel ist. Damit steht nämlich die Frage der sogenannten Superfökondation in Zusammenhang, das ist der eventuellen Möglichkeit der nachträglichen nochmaligen Befruchtung des Keimes resp. seiner Teile. Die künstlich zur Parthenogenese (jedoch ohne Dotterhaut) angeregten Echinideneier wurden während der Furchung in einzelne Blastomeren von J. LOEB (141) mit Samen versetzt. Es zeigte sich, daß solche Keime befruchtet werden konnten und unter dem Einfluß des Spermas eine Dotterhaut gebildet haben. Dasselbe Resultat konnte, wie mir Prof. KOSTANECKI mündlich mitgeteilt hat, mit den Eiern von *Mactra* erzielt werden. Das sind jedoch parthenogenetische Keime, so daß die erste Entwicklungserregung nicht durch das Sperma veranlaßt wurde.

Wichtig hingegen scheinen mir die neuesten Resultate von J. BURY (36) zu sein. Die Echinideneier wurden 30—40 Minuten nach der Befruchtung, bei welcher die Dottermembran erzeugt wurde, in eine Temperatur von 0° C gebracht. Bei dieser Temperatur drangen in die bereits monosperm befruchteten Eier mehrere Spermatozoen ein und erfuhren im Eiinneren den Vakuolisierungsprozeß. Aus dieser Beobachtung ist ersichtlich, daß hier durch Einwirkung niederer Temperatur die Resistenz der Eier gegen nachträgliche Befruchtung aufgehoben wurde, resp. daß die Eigenschaft der Unfähigkeit zur Befruchtung rückgängig gemacht wurde.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Resistenz der Keime gegen das Eindringen von überzähligen Spermatozoon im Laufe der Entwicklung abnimmt und daß eventuell die Spermatozoen noch eindringen könnten. Für diese Anschauung sprechen die Beobachtungsresultate von J. H. F. KOHLBRUGGE (89, 90), welcher das Eindringen überzähliger Samenfäden in die in der Entwicklung vorgeschrittenen Keime beobachtet hat. Dieser Autor untersuchte die Genitalien der weiblichen Wirbeltiere nach dem Coitus und überzeugte sich, daß die Spermatozoen nach dem Coitus in die Schleimhaut der Genitalwege eindringen. Fig. 286 stellt einen Schnitt durch die Mucosa des Huhnes kurz nach dem Coitus dar. Die Abbildung macht die Imprägnation der Schleimhaut mit den Spermatozoen ersichtlich. Solche Imprägnationen der Gewebe mit Spermatozoen sind uns bereits z. B. aus den

Verhältnissen bei Hirudineen bekannt (vgl. p. 699 u. 77). Demnach sollen also die Spermatozoen nicht nur das Lumen der Genitalwege, sondern auch ihre Wände ausfüllen. Kohlbrugge (90) behauptet, daß die Samenfäden auch in Keime eindringen können, die in Furchung begriffen sind oder im Blastulastadium stehen. Besonders genau konnte er diese Erscheinung bei der Fledermaus (*Xantharpyia amplexicaudata*)

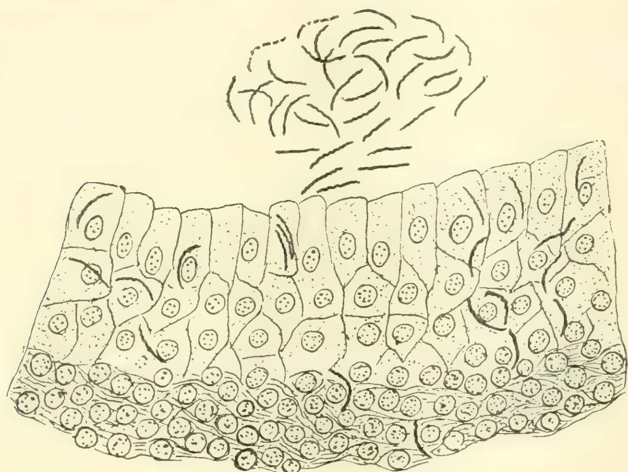


Fig. 286. Schnitt durch die Mucosa des Huhnes, welche mit Spermatozoen imprägniert ist. Nach Kohlbrugge.

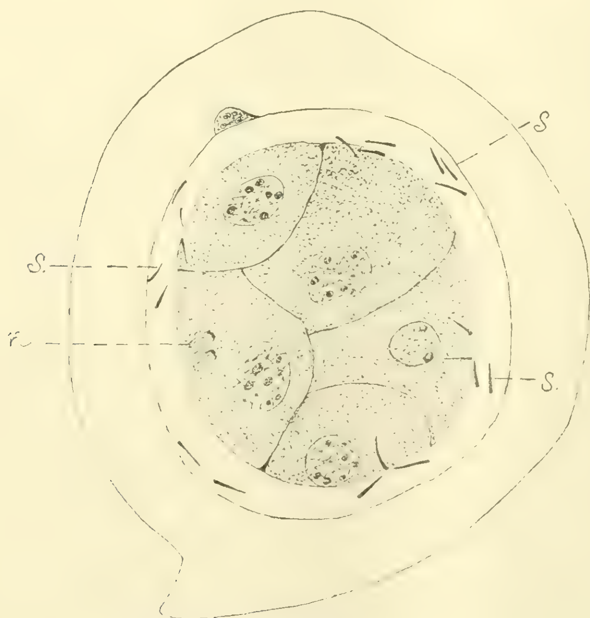


Fig. 287. Kaninchenkeim im Morulastadium. *S* Spermatozoen, *K* männliche Vorkerne im Spindelstadium. Nach Kohlbrugge.

beobachten. Bei diesem Tier soll bis zum Morulastadium das Eindringen von überzähligen Spermatozoen unmöglich sein, diese dringen erst später in den Keim ein. Bei Kaninchen dagegen sollen während der Furchung die überzähligen Samenfäden durch die Zona pellucida hindurchdringen. Fig 287 (aus der Arbeit von KOHLBRUGGE reproduziert) zeigt ein solches Bild. An der Innenfläche der Zona pellucida und im Innern der Furchungszellen sieht man tatsächlich die Spermatozoen (*S*), manche von ihnen haben die Spindelform (*K*) angenommen. Die Spermatozoen kopulieren aber nicht mit Blastomerenkernen und ihre biologische Aufgabe faßt KOHLBRUGGE so auf, „daß die Spermatozoiden einerseits als Aktivitäts- oder Energiespender zu betrachten sind, welche die Eizellen reizen, zur Teilung anregen, andererseits, daß die Spermatozoiden dem Ei Nahrungsstoffe zuführen, solange dieses noch frei schwebt, also noch nicht mit der Uteruswand verklebt ist“. Sie sollen auch bei dem Implantationsprozeß des Keimes behilflich sein.

Nach meiner Beurteilung erfordern diese Versuchsresultate noch eine gründliche Revision, da sie ziemlich stark von den bisher bekannten Tatsachen abweichen. Das ganze Problem der Superfökondation bedarf noch weiterer Forschungen.

Die Beeinflussung der Spermatozoen durch entwicklungserregende Momente und die Einwirkung der Eier auf dieselben.

Bekanntlich wird die Entwicklungstätigkeit des Organismus durch das zur Entwicklung angeregte Ei entfaltet; da jedoch das Ei und das Spermatozoon als morphologisch gleichwertige Elemente wenigstens vom morphologischen Standpunkte aus aufzufassen sind, so drängt sich die Frage auf, wie das Spermatozoon auf die entwicklungserregenden Momente reagiert, und ob es eventuell unter günstigen künstlichen Bedingungen Entwicklungsfähigkeit entfalten könnte.

Die Befruchtung kernloser Eifragmente, welche also nur aus dem Protoplasma bestehen, und welche in ihrer Organisation durch den Samenkern ergänzt werden (BOVERI, 24; DELAGE, 40; WILSON, 213; YATSU, 217; KRAHELSKA, 104; GODLEWSKI, 60 u. a.), konnten als erste Versuche auf diesem Gebiete aufgefaßt werden. Diese Merogonieversuche konnten nämlich so gedeutet werden, daß durch Ooplasmafragmente den Spermatozoen Gelegenheit zur Entfaltung ihrer Entwicklungstätigkeit geboten wird; es werden dadurch die Bedingungen geschaffen, in denen das männliche Element seine Potenz zu aktivieren vermag. Andererseits aber kann auch ein solches Experiment als Befruchtung des verletzten, aber allerdings morphologisch organisierten Eies gedeutet werden und deshalb kann dadurch das Problem nicht gelöst werden.

In neuerer Zeit hat sich J. DE MEYER (172a) die Frage gestellt, ob es für die Auslösung des Entwicklungsprozesses durchaus nötig ist, daß das Spermatozoon in das organisierte Protoplasma eindringe, oder ob man auch künstlich in unorganisierten Medien wenigstens diejenigen Veränderungen im Spermakern hervorrufen kann, welche gewöhnlich dem Befruchtungsvorgang vorangehen und die der Autor als „proconjugaison“ bezeichnet. Diese Prokonjugation äußert sich in Anschwellen und Abrunden des Kopfes und des

Mittelstückes des Spermiums. Meyer hat aus den Eiern von *Echinus microtuberculatus* ein Extrakt[1]) bereitet, welches sodann zu seinen Versuchen verwendet wurde. Dem Extrakt zugesetzte Samenfäden von *Echinus* rundeten ihre Köpfe nach Untersuchungen von Meyer bald ab und schwollen stark an. Dieses Anschwellen bezieht sich, wie aus den der Arbeit Meyers beigegebenen Photographien ersichtlich ist, sowohl auf den Kopf als auch auf das Mittelstück des Spermatozoons; das sind also in morphologischer[2]) Hinsicht dieselben Veränderungen, welche auch die Prokonjugation kennzeichnen.

Weiter hat sich de Meyer überzeugt, daß hypertonische Lösungen schädlich auf die Spermatozoen einwirken, indem sie die Spermaköpfe deformieren; unter dem Einfluß der hypotonischen Lösungen erfolgt die Umlagerung (deplacement) der zentrosomalen Körperchen und die so veränderten osmotischen Verhältnisse beeinflussen außerdem auch die Motilität der Samenfäden.

Säuren und Alkalien, welche bekanntlich den Echinideneiern den ersten Anstoß zur Parthenogenese verleihen, rufen in den Samenfäden gewisse Veränderungen hervor. In sauren Lösungen schwellen ihre Köpfe an und verhalten sich wie in den kolloidalen Lösungen. Die Alkalinität veranlaßt eine Verlängerung, welcher das Anschwellen des Spermakopfes folgt, es waren jedoch später keine Spuren eigentlicher Entwicklung oder gar der echten Kernorganisation wahrnehmbar.

Die interessanten Beobachtungen von de Meyer haben jedoch nur den ersten Schritt auf dem Wege dieser Forschungen gemacht, diese Untersuchungen bedürfen noch der Fortsetzung.

Auch die soeben erschienene Arbeit von Loeb und Bancroft (161) hat die Lösung des Problems nicht viel weiter gebracht. Zu diesen Versuchen wurden Huhnspermatozoen verwendet. Als Medium, in welchem die Entwicklungsproben gemacht wurden, gebrauchten die Autoren Hühnereidotter, Eiweiß, Blutserum des Huhnes und $\frac{m}{6}$ und $\frac{m}{10}$ Ringersche Flüssigkeit. Alle Experimente wurden bei 39° C durchgeführt, die Autoren haben das Verhalten der Spermatozoen sowohl in vitro als auch an Präparaten studiert.

Das Hauptresultat dieser Untersuchungen gipfelt darin, daß der Spermakopf in den oben aufgezählten Medien stark anschwillt, und aus den der Arbeit von J. Loeb und W. Bancroft beigegebenen Zeichnungen ist sofort zu ersehen, daß sich hier die typische Organisation eines tätigen Kernes ausbildet. Das Chromatingerüst ist deutlich wahrnehmbar, jedoch konnten keine Spuren von Karyokinese oder von Astrosphären festgestellt werden.

1) Zu diesem Behufe wurden die Eier durch starkes Schütteln fragmentiert, sodann zentrifugiert und diese Lösung, welche noch reich an morphologischen Partikelchen war, wurde abfiltriert. Das Filtrat wird von Meyer als Extrakt der Eier betrachtet.

2) Es ist beachtenswert, daß auch physiologische Eigenschaften der Spermatozoen unter dem Einfluß des Eierextraktes eine Veränderung erfahren. Die Samenfäden agglutinieren in solchem Extrakt und büßen ihre positive Chemotaxis gegenüber den Eiern ein; diese Tatsache, allerdings ohne Berücksichtigung der Meyerschen Arbeit, hat neuerdings F. R. Lillie näher diskutiert.

In den vorhergehenden Kapiteln haben wir viel über den Einfluß gesprochen, welchen die Spermatozoen auf die Eier ausüben, hier möchte ich nach der Schilderung der Einwirkung der entwicklungserregenden Faktoren und Eierextrakte auf die Samenfäden noch einige Bemerkungen dem Problem widmen, welchen Einfluß die Eier als solche auf das Sperma auszuüben vermögen. Es ist ohne weiteres klar, daß auch die Eier die Spermatozoen, die sich in ihrer Umgebung befinden, in gewissem Sinne beeinflussen müssen, und zwar wahrscheinlich nicht nur dasjenige Spermatozoon, welches zur Befruchtung gelangt, sondern auch andere zur Besamung angewandte Elemente. In einer soeben erschienenen Arbeit hat sich F. R. LILLIE (114a) eingehender mit dieser Erscheinung befaßt[1]). Seine Untersuchungen wurden an *Nereis*- und *Arbacia*-Samen ausgeführt. LILLIE hat festgestellt, daß im Verhalten der Spermatozoen drei Haupterscheinungen besonders beachtenswert sind: 1) Aktivation, 2) Aggregation und 3) Agglutination der Spermatozoen.

Die zwei ersten Phänomene, Aktivation und Aggregation, äußern sich dadurch, daß die Spermatozoen, welche sich im verdünnten Spermagemische befinden, nach kürzerer oder längerer Zeit sich zu kleinen nebelartig aussehende Gruppen zusammenballen, und daß solche spermatozoale Massen bald auf den Boden des Gefäßes sinken. Je schneller eine solche Aggregation eintritt, desto größer ist die Aktivität der Spermatozoen. Diese Aktivität hängt zum großen Teile davon ab, ob die Spermatozoen frisch sind oder nicht; diejenigen, welche vor längerer Zeit der Gonade entnommen worden sind, zeigen eine schwächere Aktivität. Weiter soll nach LILLIE die Aktivität von der Temperatur und der chemischen Zusammensetzung des Mediums wie auch von den osmotischen Verhältnissen abhängig sein.

Die Erscheinung der Aggregation der Samenfäden scheint mit der positiven Chemotaxis zusammenzuhängen, und zwar entweder gegenüber gewissen chemischen Substanzen, welche künstlich in das umgebende Medium eingeführt werden, oder vielleicht gegenüber denjenigen, welche in anderen Spermatozoen unter dem Einfluß solcher chemischen Stoffe ausgeschieden werden.

Die wichtigste Erscheinung für unser Problem ist jedoch die Agglutination der Spermatozoen. Die Spermatozoen, welche infolge ihrer Aktivität Aggregationsgruppen gebildet haben, können unter gewissen Bedingungen miteinander mehr oder weniger fest verkleben. In der Bildung solcher Klumpen von Samenfäden besteht das Wesen der Erscheinung, welche als Agglutination bezeichnet wird. Zur Bildung der Agglutinationsflocken der Spermatozoen ist im umgebenden Medium das Vorhandensein einer Substanz nötig, die Agglutinin genannt wird. Die Untersuchungen von LILLIE (114a) zeigen, daß für *Nereis*-Spermatozoen das Agglutinin nur von den Eiern der betreffenden Tierart produziert wird. Die agglutinierende Substanz, welche von den Eiern ausgeschieden wird, sammelt sich im umgebenden Seewasser und vermag jetzt die Agglutination der Spermatozoen auch in Abwesenheit der Eier durchzuführen. Andere Gewebe des Tieres produzieren kein Agglutinin. Die agglutinierende Substanz ist recht thermostabil, sie kann jedoch durch eine Temperatur von 95° vernichtet werden. Die Agglutination reduziert die Befruchtungsfähigkeit

1) F. R. LILLIE scheint die Arbeit von DE MEYER (172a) übersehen zu haben.

der Samenfäden. Die agglutinierende Substanz wird von unbefruchteten *Arbacia*-Eiern ausgeschieden, bei *Nereis* hingegen wird das Agglutinin während und hauptsächlich nach der Befruchtung produziert.

Lillie hat sich noch die Frage gestellt, ob *Arbacia* und *Nereis* dieselben oder verschiedene agglutinierende Substanzen produzieren. Die Experimente haben gezeigt, daß das *Arbacia*-Agglutinin Spermatozoen von *Nereis* zu agglutinieren vermag. Nichtsdestoweniger glaubt aber F. R. Lillie, daß man es bei beiden Arten mit verschiedenen Substanzen zu tun hat. Ich kann hier nicht die Versuche besprechen, auf die sich der Schluß bezüglich der Spezifität der beiden agglutinierenden Substanzen gründet, es scheint mir aber, daß diese sehr interessanten Experimente von Lillie noch zu weiteren Forschungen auf diesem Gebiet anregen sollen, da sich mit diesem Problem auch andere Fragen der Zeugungsphysiologie verbinden.

Literatur.

(K: Entwicklungserregung und Kreuzung.)

1. ***Allen, E. J.**, and **Nelson, E. W.**, On the artificial culture of marine plankton organisms. Journ. of the Marine Biological Assoc., Vol. 8 (1910), auch im Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 55.*

1a. ***Allyn, H. M.**, The initiation of development in Chaetopterus. Biol. Bull., Vol. 24 (1912).*

2. ***Baltzer, F.**, Ueber mehrpolige Mitosen bei Seeigeleiern. Verhandl. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. 96 (1908).*

3. *— Die Chromosomen von Strongylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus. Arch. f. Zellf., Bd. 2 (1909).*

4. *— Ueber die Entwicklung der Echiniden-Bastarde mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Zool. Anz., Bd. 35 (1909).*

5. *— Ueber die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und der Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. f. Zellf., Bd. 5 (1910).*

6. ***van Bambeke, Ch.**, Sur les trous vitellins que présentent les œufs fécondés des Amphibiens. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, Sér. 2 T. 30 (1870).*

7. *— Recherches sur l'embryologie des Batraciens. Ebenda, T. 61 (1876).*

7a. ***Bataillon, E.**, Évolution de la fonction respiratoire chez les embryons d'Amphibiens et de Téléostéens. Compt. rend. de la Soc. de Biol., 1896.*

7b. *— Nouvelles recherches sur les mécanismes de l'évolution. Les premiers stades du développement chez les Amphibiens et les Poissons. Arch. de Zool. exp., 1897.*

8. *— La pression osmotique et les grands problèmes de la biologie. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 11 (1900).*

9. *— Nouveaux essais de parthénogenèse expérimentale chez les Amphibiens. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. Paris, T. 134 (1902).*

10. *— Nouveaux essais de parthénogénese expérimentale chez les Vértébrés inférieurs (Rana fusca et Petromyzon Planeri). Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 18 (1904).*

11. *— L'imprégnation hétérogène sans amphimixie nucléaire ches les Amphibiens et les Echinoderms (à propos du récent travail de H. Kupelwieser). Ebenda, T. 38 (1909).*

12. *— L'embryogenèse complète provoquée chez les Amphibiens par piqûre de l'œuf vierge, larves parthénogenètiques de Rana fusca. Compt. rend. de l'Acad. de Sc. Paris, T. 150 (1910).*

13. *— Le problème de la fécondation circonscrit par l'imprégnation sans amphimixie et la parthénogenèse traumatique. Arch. de Zool. expér., Sér. 5 T. 6 (1910).*

14. *— Les deux facteurs de la parthénogenèse traumatique chez les Amphibiens. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. Paris, T. 152 (1911).*

15. *— La parthénogenèse expérimentale chez Bufo vulgaris. Ebenda.*

16. *— L'embryogenèse provoquée chez l'œuf vierge d'Amphibiens par inoculation de sang ou de sperme de Mammifère. Parthénogenèse traumatique et l'imprégnation sans amphimixie. Ebenda.*

17. *— La parthénogenèse des Amphibiens et la fécondation chimique de Loeb (Étude analytique). Ann. des Sc. nat. Zool., 1912.*

18. **van Beneden, E.,** et **Neyt, A.,** *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocephale. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, 1887*
19. **Białaszewicz, K.,** *Beiträge zur Kenntnis der Wachstumsvorgänge bei Amphibienembryonen. Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie, 1908.*
19a. — *Ueber das Verhalten des osmotischen Druckes während der Entwicklung der Wirbeltierembryonen. Teil I u. II. Versuche an Hühner- und Froschembryonen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 34 (1912).*
20. **Bonnevie, Kr.,** *Untersuchungen über Keimzellen. III. Physiologische Polyspermie bei Bryozoen. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 42 (1907).*
20a. **Born, G.,** *Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anuren. Pflügers Arch., Bd. 32 (1883).*
21. — *Biologische Untersuchungen. II. Weitere Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anuren. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 27 (1886).*
22. **Boveri, Th.,** *Ueber partielle Befruchtung. Sitz.-ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. in München, Bd. 4 (1888).*
23. — *Zellenstudien. IV. Ueber die Natur der Centrosomen, Jena, Fischer, 1900.*
24. — *Ueber die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2 (1895)*
24a. — *Polarität der Ovocyte, Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus. Zool. Jahrb., Bd. 14 (1901).*
25. — *Das Problem der Befruchtung, Jena, Fischer, 1902.*
26. — *Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verhandl. d. Physiol.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 35 (1902).*
27. — *Zellenstudien. Heft 5. Ueber die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena, Fischer, 1905.*
28. — *Zellenstudien. VI. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns. Jena, Fischer, 1907.*
29. **Brachet, A.,** *La polyspermie expérimentale comme moyen d'analyse de la fécondation. Arch. f. Entw.-Mech., Festband für Roux, Bd. 30 (1910).*
30. — *Recherches sur l'influence de la polyspermie expérimentale dans le développement de l'œuf de Rana fusca. Arch. de Zool. expér. et gén., Sér. 5 T. 6 (1910).*
31. — *Les localisations germinales dans l'oeuf parthénogènètique de Rana fusca. Bull. Acad. Roy. de Bruxelles, 1911.*
32. — *Études sur les localisations germinales et leur potentialité réelle dans l'œuf parthénogénétique de Rana fusca. Arch. de Biol., T. 26 (1911).*
33. **Braus, H.,** *Ueber Zellteilung und Wachstum des Tritoneies. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 26 (1895).*
34. **Buchner, H.,** *Weitere Untersuchungen über die bakterienfeindlichen und globuliciden Wirkungen des Blutserums. Arch. f. Hyg., Bd. 17 (1893).*
35. **Bullot, G.,** *Artificial parthenogenesis and regular segmentation in Annelid (Ophelia). Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 18 (1904).*
36. **Bury, J.,** *Experimentelle Untersuchungen über die Einwirkung der Temperatur 0° C auf die Entwicklung der Echinideneier. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 36 (1913).*
37. **Conklin, E. G.,** *Cell size and nuclear size. Journ. of exper. Zool., Vol. 12 (1912).*
38. **Danton, J. L.,** *La fécondation chez le Paracentrotus lividus et le Psammechinus miliaris. Compt. rend. de l'Acad. de Sc. Paris, T. 152 (1911).*
39. **Dehorne, A.,** *Le nombre des chromosomes chez les Batraciens et chez les larves parthénogénétiques de Grenouille. Compt. rend. des Sc. Paris, T. 150 (1910).*
40. **Delage, Y.,** *Études sur la mérogonie. Arch. de Zool. expér., Sér. 3 T. 7 (1899).*
41. — *Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique et sur une théorie nouvelle de la fécondation normale. Arch. de Zool. expér. et géner., Sér. 3 T. 7 (1899).*
41a. — *Sur la maturation cytoplasmique et sur le déterminisme de la parthénogenèse expérimentale. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 133 (1901).*
41b. — *L'acide carbonique comme agent de choix de la parthénogénèse expérimentale chez les Asteries. Ebenda, T. 135 (1901).*
41c. — *Études expérimentales sur la maturation cytoplasmique et sur la parthénogenèse artificielle chez les Echinodermes. Arch. de Zool. expér., Sér. 3, T. 9 (1901).*
41d. — *Les théories de la fécondation. Verhandl. d. V. internat. Zool.-Kongresses in Berlin 1901.*
42. — *Les vrais facteurs de la parthénogénèse expérimentale. Élevage des larves parthénogénètiques jusqu'à la forme parfaite. Arch. de Zool. expér., Sér. 4 T. 7 (1908).*
43. — *Le sexe chez les Oursins issus de parthénogenèse expérimentale. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. Paris, T. 148 (1909).*

44. **Delage, Y.**, *Les vrais causes de la prétendue parthénogenèse électrique. Ebenda, T. 149 (1909).*

45. **Dewitz, J.**, *Kurze Notiz über die Furchung von Froscheiern in Sublimatlösung. Biol. Ctbl., Bd. 7 (1888).*

46. **Doflein, F.**, *Lehrbuch der Protozoenkunde, 3. Aufl., Jena, Fischer, 1911.*

46a. **Driesch, H.**, *Entwicklungsmechanische Studien. V. Ueber die Furchung doppeltbefruchteter Eier. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 55 (1892).*

47. — *Zur Cytologie parthenogenetischer Larven von Strongylocentrotus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 19 (1905).*

48. **v. Dungern, E.**, *Neue Versuche zur Physiologie der Befruchtung. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 1 (1902).*

49. **Elder, J. C.**, *The relation of the zona pellucida to the formation of the fertilization membrane in the egg of the Sea-Urchin (Strongylocentrotus purpuratus). Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 55 (1913).*

49a. **Erdmann, Rh.**, *Experimentelle Untersuchungen der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigel. Arch. f. Zellforsch., Bd. 2 (1908).*

50. — *Kern- und Plasmawachstum in ihren Beziehungen zueinander. Ergeb. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 18 (1908).*

51. — *Quantitative Analyse der Zellbestandteile bei normalem, experimentell verändertem und pathologischem Wachstum. Ebenda, Bd. 20 (1912).*

52. **Fick, R.**, *Ueber die Befruchtung des Axolotleies. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 56 (1893).*

53. **Fisher, M. H.**, *Further experiments on artificial parthenogenesis in Annelids Amer. Journ. of Physiol., Vol. 7 (1902).*

54. — *und* **Ostwald, W.**, *Zur physikalisch-chemischen Theorie der Befruchtung. Pflügers Arch., Bd. 106 (1905).*

55. **Garbowski, T.**, *Ueber parthenogenetische Entwicklung der Asteriden. Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie, 1903.*

55a. **Gerassimow, J.**, *Ueber den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. Bull. Soc. Imper. Natur. Moscou 1901.*

55b. — *Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Ztschr. f. allg. Physiol. Bd. 1 (1902).*

56. **Giard, A.**, *Développement des œufs d'Échinoderms sous l'influence d'actions kinétiques anormales. Compt. rend. des Sc. et Mém. de la Soc. de Biol., Paris 1900.*

57. **Godlewski, E. jun.**, *Ueber die Einwirkung des Sauerstoffes auf die Entwicklung und über den Gaswechsel in den ersten Entwicklungsstadien von Rana temporaria. Bull. de l'Acad. des Sc. Cracovie, 1900.*

58. — *Die Einwirkung des Sauerstoffes auf die Entwicklung von Rana temporaria und Versuch der quantitativen Bestimmung des Gaswechsels in den ersten Entwicklungsstadien. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 11 (1901).*

59. — *Die Hybridisation der Echinideen- und Crinoideenfamilie. Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie, 1905.*

60. — *Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 20 (1906).*

61. — *Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. Ebenda, Bd. 26 (1908).*

62. — *Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet, Leipzig 1909.*

63. — *Ueber den Einfluß des Spermas der Annelide Chaetopterus auf die Echinideneier und über die antagonistische Wirkung des Spermas fremder Tierklassen auf die Befruchtungsfähigkeit der Geschlechtselemente. Bull. internat. de l'Acad. de Sc. de Cracovie, 1910.*

64. — *Studien über die Entwicklungserregung. I. Kombination der heterogenen Befruchtung mit der künstlichen Parthenogenese. II. Antagonismus der Einwirkung des Spermas von verschiedenen Tierklassen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 33 (1911).*

64a. **Gray, J.**, *The effects of hypertonic solutions upon the fertilized eggs of Echinus (E. esculentus and E. acutus). The Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. 58 (1913).*

64b. **Greely, A. W.**, *On the effect of variations in the temperature upon the process of artificial parthenogenesis. Biol. Bull., Vol. 4 (1903).*

65. **Gurwitsch, A.**, *Morphologie und Biologie der Zelle, Jena, Fischer, 1904.*

66. **Hagedoorn**, *On the purely maternal character of the hybrids produced from the eggs of Strongylocentrotus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 27 (1909).*

67. **Harper, E. H.**, *The fertilization and early development of the pigeons egg. The Americ. Journ. of Anat., Vol. 3 (1904).*

68. **Harvey, E. N.**, *Membrane formation and pigment migration in Sea-Urchin eggs as bearing on the problem of artificial parthenogenesis. Science, N. S. Vol. 30 (1909).*
69. — *The mechanism of membran formation and other early chances in developing sea-urchins eggs as bearing upon the problem of artificial parthenogenesis. Journ. of exper. Zool., Vol. 8 (1910).*
70. **Heilbrunn, L. V.**, *Studies in artificial parthenogenesis. I. Membrane elevation in the Sea-Urchin egg. Biol. Bull., Vol. 24 (1913).*
71. **Henking**, *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 54 (1892).*
72. **Henneguy**, *Sur la parthénogenèse expérimentale chez les Amphibiens. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. de Paris, T. 152 (1911).*
73. **Herbst, C.**, *Ueber die künstliche Hervorrufung der Dottermembranen an unbefruchteten Seeigeleiern nebst einigen Bemerkungen über die Dotterhautbildung überhaupt. Biol. Ctbl., Bd. 13.*
74. — *Vererbungsstadien. VI. Die cytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. 1. Mitteil. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 27 (1909).*
75. **Herlant, M.**, *Sur le mécanisme de la fécondation et l'allure du développement dans les œufs de grenouille di- et trispermiques. Bull. de la Soc. Royale d. Sc. méd. et nat. Bruxelles, 1910.*
76. — *Recherches sur l'œufs di- et trispermiques de grenouille. Arch. de Biol., T. 26 (1911).*
77. — *Recherches sur l'inhibition réciproque de deux spermes provenant d'espèces éloignées. Bull. de la Soc. Roy. des Sc. méd. et nat. Bruxelles, 1912.*
78. — *Recherches sur l'antagonisme de deux spermes provenant d'espèces éloignées. Anat. Anz., Bd. 42 (1912).*
78a. **Hertwig, G.**, *Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 77 (1911).*
78b. — *Das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Seeigelei. Ebenda, Bd. 79 (1912), Abt. 2.*
79. — *Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen. Ebenda, Bd. 81 (1913), Abt. 2.*
79a. **Hertwig, O.**, *Allgemeine Biologie, 4. Aufl., Jena, Fischer, 1912.*
79b. — *Mesothoriumversuche an tierischen Keimzellen, ein experimenteller Beweis für die Idioplasmanatur der Kernsubstanzen. Sitz.-ber. d. k. pr. Akad. d. Wiss., Bd. 40 (1911).*
80. — *Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Ein Beitrag zur experim. Zeugungs- und Vererbungslehre. Arch. f. mikrok. Anat., Bd. 77 (1911).*
80a. — *Versuche an Tritoneiern über die Einwirkung bestrahlter Samenfäden auf die tierische Entwicklung. Arch. f. mikrosk. Anat., Abt. 2, Bd. 82 (1913).*
80b. **Hertwig, P.**, *Das Verhalten des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Froschei. Arch. f. mikrosk. Anat., Abt. 2, Bd. 81 (1913).*
81. **Hertwig, R.**, *Ueber Befruchtung und Konjugation. Ber. d. Dtsch. Zool. Ges., 1892.*
82. — *Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschr. f. Gegenbaur, 1896.*
83. — *Eireife und Befruchtung. In O. Hertwigs Handb. d. vergl. u. exper. Entw.-Gesch., Bd. 1 (1906).*
84. **Hertwig, O.**, und **R.**, *Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien, Jena, 1887.*
85. **Hindle, E.**, *A cytological study of artificial parthenogenesis in Strongylocentrotus purpuratus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 31 (1911).*
86. **Hoyer, H. jun.**, *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Konjugation des Infusors Colpidium Colpoda. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 45 (1899).*
87. **Koehler, O.**, *Ueber Abhängigkeit der Kernplasmarelation von der Temperatur und vom Reifezustand der Eier. Arch. f. Zellf., Bd. 8 (1912).*
88. **v. Knaffl-Lenz, E.**, *Ueber die Beziehung zwischen Lipoidverflüssigung und Cytolyse. Pflügers Arch., Bd. 123 (1908).*
89. **Kohlbrugge, J. H. F.**, *Der Einfluß der Spermatozoiden auf die Blastula. II. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., 1911.*
90. — *Die Verbreitung der Spermatozoiden im weiblichen Körper und im befruchteten Ei. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 35 (1912).*
91. **Konopacki, M.**, *Ueber den Einfluß hypertonischer Lösungen auf befruchtete Echinideneier. Arch. f. Zellf., Bd. 7 (1911).*
92. — *Ueber mikroskopische Veränderungen, welche während der in Echinideneiern mittels verschiedener chemischer Reagentien hervorgerufenen Cytolyse auftreten. Bull. internat. de l'Acad. des Sc. Cracovie, 1912.*
93. **Korschelt, E.**, und **Heider, K.**, *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, 2. Lief., Jena, Fischer, 1903—1910.*

94. **Kostanecki, K.,** *Untersuchungen an befruchteten Echinodermeneiern. Anz. d. Akad. d. Wiss. Kraków, 1895.*
95. — *Badania nad zapłodnionemi jajkami jeżowców. Rozpr. Akad. Umiej. Kraków, 1895.*
96. — *Ueber künstliche Befruchtung und künstliche parthenogenetische Furchung bei Mactra. Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie, 1902.*
97. — *Cytologische Studien an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra. Arch. f. mikrosk. Anat., 1904.*
98. — *Ueber die Veränderungen im Inneren des unter dem Einfluß von KCl-Gemischen künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eies. Bull. de l'Acad. des Sc. Cracovie 1904.*
99. — *Mitotische Kernteilung ohne Zellteilung in künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra. Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie, 1908.*
100. — *Einleitung der künstlichen Parthenogenese bei Aricia. Ebenda, 1909.*
101. — *Experimentelle Studien an den Eiern von Mactra. Ebenda, 1911.*
102. — *Ueber parthenogenetische Entwicklung der Eier von Mactra mit vorausgegangener oder unterbliebener Ausstoßung der Richtungskörperchen. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Abt. 2, Bd. 78 (1911).*
103. — *und* **Wierzejski,** *Ueber das Verhalten der sogenannten achromatischen Substanzen im befruchteten Ei (Physa fontinalis). Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 47 (1896).*
104. **Krahelska, M.,** *Sur le développement mérogonique des œufs du Psammechinus. Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie, 1905.*
105. — *Zapłodnienie odłamków jaj jezowcow i pierwsze okresy ich rozwoju. Rozpr. Wydz. Mat. Prz. Ak. Um. w Krakowie, 1905.*
106. **Kupelwieser, H.,** *Versuche über Entwicklungserregung und Membranbildung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. Biol. Ctbl., Bd. 26 (1906).*
107. — *Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 27 (1909).*
108. — *Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien. Vorl. Mitteil. Sitz.-ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, 1911.*
109. — *Weitere Untersuchungen über Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien insb. über die Befruchtung der Seeigeleier durch Wurmsperma. Arch. f. Zellf., Bd. 8 (1912).*
110. **Lefevre, G.,** *Artificial parthenogenesis in Thalassema mellita. Journ. of exper. Zool., Vol. 4 (1907).*
111. **Lillie, F. R.,** *Differentiation without cleavage in the egg of the Annelid Chaetopterus pergamentaceus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 14 (1902).*
112. — *Studies of fertilization in Nereis. I. The cortical changes in the egg. II. Partial fertilization. Journ. of Morph., Vol. 22 (1911).*
113. — *Studies of fertilization in Nereis. III. Morphology of the normal fertilization of Nereis. IV. The fertilizing power of portions of the spermatozoon. Journ. of exper. Zool., Vol. 12 (1912).*
114. — *The penetration of spermatozoon and the origin of the sperm aster in the egg of Nereis. On the fertilizing power of portions of the spermatozoon. Science, Vol. 35 (1912).*
114a. — *Studies fertilization. V. The hehavior of spermatozoa of Nereis and Arbacia with special reference to egg-extractives. Journ. of exp. Zool., Vol. 14 (1913).*
115. **Lillie, R. S.,** *The physiology of cell-division. II. The action of isotonic solutions of neutral salts on unfertilized eggs of Asterias and Arbacia. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 26 (1910).*
116. — *Momentary elevation of temperature as a means of producing artificial parthenogenesis in Starfish eggs and the condition of its action. Journ. of exper. Zool., Vol. 5 (1908),*
117. — *The significance of changes in the permeability of the plasma membrane of the living cell in the process of stimulation and contraction. Proc. of the Soc. for exper. Biol. and Med., 1909.*
118. — *On the connection between changes of permeability and stimulation and on the significance of changes in permeability to carbon dioxide. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 24 (1909).*
119. — *On the nature of chemical stimulation and on the influence of neutral sodium salts on various forms of chemical stimulation. Proc. Soc. for exper. Biol. and Med., 1910.*
120. — *The physiology of cell division. III. The action of calcium salts in preventing the initiation of cell division in unfertilized eggs through isotonic solutions of sodium salts. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 27 (1911).*

121. **Lillie, R. S.**, *The physiology of cell division. IV. The action of salt solutions followed by hypertonic sea water on unfertilized sea-urchin eggs and the role of membranes in mitosis. Journ. of Morph., Vol. 22 (1911).*
122. — *Antagonism between salts and anaesthetics. I. On the conditions of the antistimulating action of anaesthetics with observations on their protective or antitoxic action. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 29 (1912).*
123. **Loeb, J.**, *Ueber Kernteilung ohne Zellteilung. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2 (1895).*
124. — *Ueber den Einfluß von Alkalien und Säuren auf die embryonale Entwicklung und das Wachstum. Ebenda, Bd. 7 (1898).*
125. — *On the artificial production of normal larvae from the unfertilized eggs of the Sea-Urchin. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 3 (1900).*
126. — *Further experiments of artificial parthenogenesis. Ebenda, Vol. 5 (1900).*
127. — *On artificial parthenogenesis in sea-urchins. Science, Vol. 11 (1900).*
128. — *Artificial parthenogenesis in Annelids. Science, Vol. 12 (1900).*
129. — *Ueber die Befruchtung von Seeigeleiern durch Seesternsamen. Pflügers Arch., Bd. 99 (1903).*
130. — *The fertilization of the egg of Sea-Urchin by the sperm of Starfish. Univ. of California Publ. Physiol., Vol. 1 (1903).*
131. — *On a method by which the eggs of a Sea-Urchin (Strongylocentrotus purpuratus) can be fertilized with the sperm of a Starfish (Asterias ochracea). Ebenda.*
132. — *Further experiments on heterogene ous hybridization in Echinoderms. Ebenda, Vol. 2 (1904).*
133. — *Ueber Befruchtung, künstliche Parthenogenese und Cytolyse des Seeigeleies. Pflügers Arch., Bd. 103 (1904).*
134. — *Weitere Versuche über die heterogene Hybridisation bei Echinodermen. Ebenda, Bd. 104 (1904).*
135. — *Further experiments on the fertilization of the egg of the Sea-Urchin with sperm of various species of Starfish and a Holothurian. Univ. of California Publ. Physiol., Vol. 1 (1905).*
136. — *Artificial membrane formation and mechanical fertilization in a Starfish (Asterina). Ebenda, 1904.*
137. — *On an improved method of artificial parthenogenesis (I, II, III Communications). Ebenda, Vol. 2 (1905).*
138. — *Die Dynamik der Lebenserscheinungen, Leipzig 1906.*
139. — *Untersuchungen über künstliche Parthenogenese und das Wesen des Befruchtungsvorgangs, Leipzig, Barth, 1906. Deutsche Ausgabe unter Mitwirkung des Verfassers, herausg. von E. Schwalbe, enthält folgende Mitteilungen:*

a) Experimente über Furchung. Journ. of Morph., Vol. 7 (1892).

b) Ueber die Natur des Befruchtungsprozesses und die künstliche Erzeugung von normalen Larven (Plutei) aus den unbefruchteten Eiern des Seeigels. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 3 (1900).

c) Ueber die Ionen der Eiweißsubstanzen und ihre Rolle in der Mechanik der Lebenserscheinungen. Der giftige Charakter einer reinen NaCl-Lösung. Ebenda, 1900.

d) Ueber verschiedene Wirkung der Ionen auf myogene und neurogene rhythmische Zusammenziehungen und auf embryonales Muskelgewebe. Ebenda.

e) Ueber die künstliche Erzeugung von normalen Larven aus den unbefruchteten Eiern des Seeigels (Arbacia). Ebenda.

f) Ueber künstliche Parthenogenese bei Seeigeln. Science, Vol. 11 (1900).

g) Weitere Experimente über künstliche Parthenogenese und die Natur des Befruchtungsprozesses. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 4 (1900).

h) Experimente über künstliche Parthenogenese bei Anneliden (Chaetopterus) und die Natur des Befruchtungsprozesses. Ebenda.

i) Ueber Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei (Asterias Forbesi) und deren Bedeutung für die Theorie der Befruchtung. Pflügers Arch., Bd. 93 (1902).

j) Ueber Methoden und Fehlerquellen der Versuche über künstliche Parthenogenese. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 13 (1902).

k) Weitere Versuche über künstliche Parthenogenese. Pflügers Arch., Bd. 87 (1901).

l) Künstliche Parthenogenesis bei Mollusken. Univ. of California Publ. Physiol., Vol. 1 (1903).

m) Ueber Befruchtung, künstliche Parthenogenese und Cytolyse des Seeigels. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 103 (1904).

n) Ueber die Natur der Lösungen, in welchen sich die Seeigeleier zu entwickeln vermögen. Ebenda.

o) Ueber eine verbesserte Methode künstlicher Parthenogenesis (erste Mitteil.). Univ. of California Publ. Physiol., Vol. 2 (1905).

p) Ueber eine verbesserte Methode künstlicher Parthenogenesis (zweite Mitteil.). Ebenda.

q) Ueber eine verbesserte Methode künstlicher Parthenogenese. Ebenda.

r) Künstliche Membranbildung und chemische Befruchtung bei einem Seestern (Asterina). Ebenda.

s) Ueber eine chemische Methode, durch welche Molluskeneier (Lottia gigantea) zur Reife gebracht werden können. Ebenda, Vol. 3 (1905).

t) Ueber die Befruchtung der Seeigeleier durch Seesternplasma. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 99 (1903).

u) Ueber die Reaktion des Seewassers und die Rolle der Hydroxylionen bei der Befruchtung der Seeigeleier. Ebenda.

v) Weitere Versuche über heterogene Befruchtung bei Echinodermen. Ebenda, Bd. 104 (1904).

w) Die Giftigkeit des atmosphärischen Sauerstoffes für die Eier des Seeigels (Strongylocentrotus purpuratus) nach dem Prozeß der Membranbildung. Univ. of California Publ. Physiol., Vol. 3 (1906).

x) Von der Notwendigkeit des Vorhandenseins von freiem Sauerstoff in dem hypertonischen Seewasser für die Erzeugung künstlicher Parthenogenese. Ebenda.

y) Ueber die Hemmung der Giftwirkung der hypertonischen Lösungen auf das befruchtete und unbefruchtete Ei des Seeigels durch Sauerstoffmangel. Ebenda.

140. **Loeb, J.**, *Zur Analyse der osmotischen Entwicklungerregung unbefruchteter Seeigeleier. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 118 (1907).*

140a. — *Ueber die Hervorrufung der Membranbildung beim Seeigelei durch das Blut gewisser Würmer. Ebenda.*

141. — *Ueber die Superposition von künstlicher Parthenogenese und Samenbefruchtung in demselben Ei. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 23 (1907).*

142. — *Ueber die allgemeinen Methoden der künstlichen Parthenogenese. Pflügers Arch., Bd. 118 (1907).*

143. — *Weitere Versuche über die Notwendigkeit von freiem Sauerstoff für die entwicklungserregende Wirkung hypertonischer Lösungen. Ebenda.*

144. — *Ueber die Hervorrufung der Membranbildung und Entwicklung bei Seeigelei durch Blutserum von Kaninchen und durch cytolytische Agenzien. Ebenda, Bd. 122 (1908).*

144a. — *Weitere Versuche über die Entwicklungserregung des Seeigeleies durch das Blutserum von Säugetieren. Ebenda, Bd. 124 (1908).*

145. — *Ueber die Entwicklungserregung unbefruchteter Annelideneier (Polynoë) mittelst Saponin und Solanin. Ebenda.*

146. — *Ueber den Unterschied zwischen isosmotischen und isotonischen Lösungen bei der künstlichen Parthenogenese. Biochem. Ztschr., Bd. 11 (1908).*

147. — *Ueber den chemischen Charakter des Befruchtungsvorganges und seine Bedeutung für die Theorie der Lebenserscheinungen. Vortr. u. Aufsätze über Entw.-Mech., Heft 2, 1908.*

148. — *Biochemie der Zelle. II. Die künstliche Parthenogenese in Handbuch der Biochemie, Jena 1909.*

148a. — *Ueber die osmotischen Eigenschaften und die Entstehung der Befruchtungsmembran beim Seeigelei. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 26 (1908).*

148b. — *Ueber die Natur der Bastardlarve zwischen dem Echinodermenei (Strongylocentrotus franciscanus) und Molluskensamen (Chlorostema funebrale). Ebenda.*

149. — *Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies, Berlin 1909.*

150. — *Ueber das Wesen der formativen Reizung. Compt. rend. de 16. Congr. internat. de Méd., Budapest 1910.*

151. — *Die Hemmung verschiedener Giftwirkungen auf das befruchtete Seeigelei durch Hemmung der Oxydationen in demselben. Biochem. Ztschr., Bd. 29 (1910).*

151a. — *How can the process underlying membrane formation cause the development of the egg? Proc. of the Soc. for exper. Biol., Vol. 7 (1910).*

152. — *Ueber die Hemmung der Giftwirkung von Hydroxylionen auf das befruchtete Seeigelei mittels Sauerstoffmangel. Biochem. Ztschr., Bd. 26 (1910).*

153. — *Die Sensitivierung der Seeigeleier mittels Strontiumchlorid gegen die entwicklungserregende Wirkung von Zellextrakten. Arch. f. Entw.-Mech., (Fest-)Bd. 30 f. Roux (1910).*

154. — *The role of alkali in the development on the Sea-Urchin. Proc. of Soc. f. exper. Biol. and Med., Vol. 7 (1910).*

155. — *Ueber den autokatalytischen Charakter der Kernsynthese bei der Entwicklung. Biol. Ctbl., Bd. 30 (1910).*

156. **Loeb, J.**, *Ueber die Hemmung der Giftwirkung von Hydroxylionen auf das Seeigelei mittels Cyankalium. Biochem. Ztschr., Bd. 26 (1910).*
157. — *Auf welche Weise rettet die Befruchtung das Leben des Eies? Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 31 (1911).*
158. — *On the fertilizing effect of foreign blood-serum upon the egg of the sea-urchin. Proc. of the Path. Soc. of Philadelphia, 1911.*
159. — *Die Beeinflussung der Entwicklung und der Oxydationsvorgänge im Seeigelei (Arbacia) durch Basen. Biochem. Ztschr., Bd. 37 (1911).*
160. — *Ueber einige neuere Ergebnisse auf dem Gebiete der künstlichen Parthenogenese. Ergeb. d. wiss. Med., Jahrg. 2 (1911).*
161. — *and* **Bancroft, F. W.**, *Can the spermatozoon develop outside the egg? Journ. of exper. Zool., Vol. 12 (1912).*
162. — — *The sex of parthenogenetic tadpole and frog. Ebenda, Vol. 14 (1913).*
163. — **Fischer,** *und* **Neilson,** *Weitere Versuche über künstliche Parthenogenese. Pflügers Arch., Bd. 87 (1901).*
164. — *and* **Lewis, W. H.**, *On the prolongation of the life of the unfertilized eggs of the Sea-Urchins by potassium-cyanide. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 6 (1902).*
165. — *und* **Wastenays, H.**, *Sind die Oxydationsvorgänge die unabhängige Variable in den Lebenserscheinungen? Biochem. Ztschr., Bd. 36 (1911).*
166. — — *Weitere Bemerkungen über den Zusammenhang zwischen Oxydationsgröße und Cytolyse der Seeigeleier. Ebenda, Bd. 31 (1911).*
167. — — *Die Oxydationsvorgänge im befruchteten und unbefruchteten Seesternei. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 35 (1912).*
168. — — *Fertilization of the egg of various Invertebrates by ox-serum. Science, Vol. 36 (1912).*
168a. — — *The relative influence of weak and strong-bases upon the rate of oxidations in the unfertilized egg of the Sea urchin. Journ. of biol. chemistry, Vol. 19 (1913).*
168b. — — *The influence of hypertonic solution upon the rate of oxydations in fertilized and anfertilized eggs. Ebenda.*
169. **Marcus, H.**, *Ueber die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigeleiern. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 22 (1906).*
170. **Masing, E.**, *Ueber das Verhalten der Nucleinsäure bei der Furchung des Seeigeleies. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 67 (1910).*
171. **Mathews, A. P.**, *Artificial parthenogenesis produced by mechanical agitation. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 6 (1901).*
172. **Mc Clendon,** *Dynamics of cell division. III. Artificial parthenogenesis in vertebrates. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 29 (1912).*
172a. **De Meyer, J.**, *Observations et expériences relatives à l'action exercée par des extraits d'oeufs et d'autres substances sur les Spermatozoïdes. Arch. de Biol., T. 26 (1911).*
173. **Moenkhaus, W. J.**, *The development of the hybrids between Fundulus Heteroclitus and Menidia notata with especial reference to the behavior of the maternal and paternal chromatin. Journ. of Anat., Vol. 3 (1904).*
174. **Montgomery, Th., H.**, *On the maturation, mitosis and fertilization of the egg of Theridium. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontol. d. Tiere, Bd. 25 (1908).*
175. **Morgan, T. H.**, *The production of artificial astrosphaeres. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 3 (1896).*
176. **Müller, P.**, *Ueber Antihämolysine. Ctbl. f. Bakt., Bd. 29 (1901).*
177. — *Ueber die Antihämolysine normaler Sera. Ebenda.*
178. **Nicolas A.**, *Recherches sur l'embryologie des Reptiles. II. Contribution à l'étude de la fécondation chez l'orvet. Arch. d'Anat. microsc., T. 3 (1900).*
179. — *Idem. III. Nouvelles observations relatives à la fécondation chez l'orvet. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris 1903.*
180. — *Idem. IV. La segmentation chez l'orvet. Arch. de Biol., T. 20 (1904).*
181. **Normann, W.**, *Segmentation of the nucleus without segmentation of the protoplasm. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 3 (1896).*
182. **Oppel, A.**, *Die Befruchtung des Reptilieneies. Anat. Anz., Bd. 6 (1891), No. 19.*
183. — *Idem. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 39 (1892).*
184. **Patterson, J. T.**, *Studies on the early development of the hen's egg. Journ. of Morph., Vol. 21 (1910).*
185. **Petrunkewitsch, A.**, *Künstliche Parthenogenese. Zool. Jahrb., Festschr. f. Weismann, Suppl.-Bd. 7 (1904).*
185a. **Pflüger, E.**, *Die Bastardzeugung bei den Batrachiern. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 29 (1882).*

186. **Riess, J.**, *Die Bildung der Befruchtungsmembran und die physiologischen Beziehungen zwischen Kern, Protoplasma und Hüllen in verschiedenen Reifestadien des Eies. Ctbl. f. Physiol., Bd. 22 (1909).*
187. **Robertson, T. Br.**, *Studies in the fertilization of the eggs of a sea-urchin (Strongylocentrotus purpuratus) by blood-sera, sperm, sperm-extract and other fertilizing agents. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 35 (1912).*
188. — *On the non-enzymatic character of oocytin (oocytase). Journ. of biol. Chem., Vol. 12 (1912).*
189. — *On the isolation of oocytase, the fertilizing and cytolising substance in mammalian blood-sera. Ebenda, Vol. 11 (1912).*
190. — *On the extraction of a substance from the sperm of a sea-urchin (Strongylocentrotus purpuratus), which will fertilize the eggs of that species. Ebenda, Bd. 12 (1912).*
191. **Rostafiński, J.**, *O podzielności jaja. Rozpr. Akad. Umiej. Wydz. mat. przyrod. Kraków, 1877.*
192. **Roux, W.**, *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. III. Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Teilung des Froscheies. Ges. Abhandl., Bd. 2 (1885), Leipzig, Engelmann, 1895.*
193. **Rückert, J.**, *Ueber die Befruchtung bei Elasmobranchiern. Verhandl. d. Anat. Ges., V. Vers. in München, 1891.*
194. — *Zur Befruchtung des Selachiereies. Anat. Anz., Bd. 6 (1891), No. 11.*
195. — *Ueber physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbeltiereiern. Ebenda, Bd. 7 (1892).*
196. — *Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier. Festschr. zum 70. Geburtstag von Carl v. Kupffer, Jena 1899.*
197. — *Ueber Polyspermie. Anat. Anz., Bd. 37 (1910).*
197a. **Schaxel, J.**, *Das Zusammenwirken der Zellbestandteile und ersten Organbildung der Echiniden. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 76 (1911).*
198. **Scott, J. W.**, *Morphology of the parthenogenetic development of Amphitrite. Journ. of exper. Zool., Vol. 3 (1906).*
199. **Shearer, C.**, *and* **Lloyd, D. J.**, *On methods of producing artificial parthenogenesis in Echinus esculentus and the rearing of the parthenogenetic plutei through metamorphosis. The Quart. Journ. of microsc. Sc., Vol. 58 (1913).*
200. **Siedlecki, M.**, *Étude cytologique et cycle évolutif de Adelea ovata Schneider. Ann. de l'Inst. Pasteur, 1898.*
201. **Teichmann, E.**, *Ueber Furchung befruchteter Seeigeleier ohne Beteiligung des Spermakerns. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 37 (1902).*
202. **Tennent, D. H.**, *The chromosomes in cross-fertilized Echinoid eggs. Biol. Bull., Vol. 13 (1907).*
203. **Tennet**, *Echinoderm hybridization. Publ. No. 132 of the Carnegie Inst. of Washington, Jan. 1911.*
204. **Tichomiroff, A.**, *Chemische Studien über die Entwicklung der Insekteneier. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 9 (1885).*
205. — *Die künstliche Parthenogenesis bei Insekten. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1886.*
205a. — *Nochmals über Parthenogenesis bei Bombyx mori. Zool. Anz., Jahrg. 11 (1888).*
206. **Treadwell, A. L.**, *Notes on the nature of artificial parthenogenesis in the egg of Podarke obscura. Biol. Bull., Vol. 3 (1902).*
207. **Vernon, H. M.**, *The relation between the hybrid or parent forms of Echinoid larvae. Phil. Trans. Roy. Soc. Biol., Vol. 190 (1898).*
208. — *Cross fertilization among Echinoids. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 9 (1900).*
209. **Warburg, O.**, *Ueber Oxydationen in lebenden Zellen. Hoppe-Seylers Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 66 (1910).*
210. — *Beobachtungen über Oxydationsprozesse im Seeigelei. Ebenda, Bd. 57 (1908).*
211. **Wasilieff, A.**, *Ueber künstliche Parthenogenesis des Seeigeleies. Biol. Ctbl., Bd. 22 (1902).*
212. **Wilson, E. B.**, *The cell in development and inheritance, London 1900.*
212a. — *Experimental studies in cytology. A cytological study of artificial parthenogenesis in Sea-Urchin eggs. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 11 (1901).*
213. — *Experiments on cleavage and localisation in the Nemertine egg. Ebenda, Bd. 16 (1903).*
214. — *Experimental studies in cytology II, III. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 13 (1903).*
215. **Winkler, H.**, *Ueber die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktivstoffen aus dem Sperma. Nachrichten d. K. Ges. d. Wiss. z. Göttingen Math.-phys. Kl., 1900, Heft 2.*
216. — *Merogonie und Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 36 (1901).*
217. **Yatsu, N.**, *The formation of centrosomes in enucleated egg-fragments. Journ. of exper. Zool., Vol. 2 (1905).*

L. Das Vererbungsproblem.

1. Allgemeines.

Die von den Naturforschern als Vererbung bezeichnete Erscheinung steht mit dem Zeugungsproblem im innigsten Zusammenhang. Es ist allgemein bekannt, daß die Organismen, welche Nachkommen erzeugen, auch imstande sind, auf ihre Deszendenten diejenigen morphologischen und physiologischen Merkmale und Eigenschaften zu übertragen, durch welche sie sich selbst auszeichnen. Nicht jede Eigenschaft der Eltern, die wir bei den Nachkommen konstatieren, werden wir als vererbt bezeichnen, sondern das wird von der Art und Weise der Uebertragung auf den Deszendenten abhängen. Gewisse Merkmale gehen z. B. auf placentarem Wege während der Schwangerschaft von dem mütterlichen Organismus auf den Keim über; in anderen Fällen dagegen können sich sowohl die elterlichen Organismen wie auch die Tochtergeneration unter gleichartigen Einwirkungen der äußeren Welt entwickelt und beide Generationen dieselben Merkmale neu erworben haben, ohne daß sie eigentlich der lebendigen Substanz inhärent gewesen wären. In diesen beiden Fällen werden wir solche Charaktere nicht als vererbt bezeichnen. In der Definition der Vererbung muß also die Bestimmung enthalten sein, daß die Uebertragung des betreffenden Merkmales auf die Deszendenten durch diejenige Substanz erfolgt, welche vom elterlichen Organismus produziert wurde und den Ausgangspunkt der Entwicklung für die nächste Generation bildet. Nur von solchen Charakteren, welche sich von einer Generation auf die andere auf diesem Wege zu übertragen vermögen, kann man behaupten, daß sie gewissermaßen in der lebendigen Materie eingewurzelt sind. Die Bedeutung dieser Erscheinung für die ganze Biologie bedarf keiner weiteren Motivierung, denn es leuchtet ohne weiteres ein, daß das ganze konservative Prinzip der Natur in dieser Eigenschaft seinen Ausdruck findet. Aber außerdem ist das Vererbungsproblem für die Evolution der lebenden Substanz von höchster Bedeutung. Dank dem Variabilitätsvermögen entstehen bekanntlich in der lebenden Materie neue Merkmale, neue vorher nicht konstatierte Eigenschaften und Charaktere. Von diesen kommen jedoch für die Evolution nur solche in Betracht, welche in der lebendigen Substanz so tief eingewurzelt sind, daß sie durch Vererbung definitiv fixiert wurden.

Während der Lebensdauer eines jeden Organismus erfahren die Eigenschaften und Merkmale gewisse qualitative und quantitative Veränderungen. Der Tochterorganismus macht eine lange Reihe von solchen Veränderungen, eine ununterbrochene Kette aufeinander folgender Metamorphosen durch, bis er endlich die nämliche Phase erreicht, in welcher er selber von dem elterlichen Individuum erzeugt wurde. Darin besteht das Zyklische der ganzen Erscheinung. Den Ausgangspunkt für die Entwicklung des Organismus bildet die Zelle z. B. das Ei, resp. eine Zellgruppe, z. B. eine vom elterlichen Körper gebildete Knospe, und dieser kommt nach einer Abfolge von zahlreichen Zellgenerationen selbst wieder in die Lage, ein solches Gebilde zu erzeugen, welches seinerzeit den Ausgangspunkt seiner Entwicklung darstellte — er bildet also wieder ein solches Ei, resp. eine solche Knospe.

Diese Bemerkungen werden genügen, um daraus die Definition

der Vererbung abzuleiten [1]). Ich finde, daß die von Child (26) angegebene Definition vielleicht am besten den Begriff der Definition wiedergibt: „Die Vererbung ist die Gesamtsumme von Fähigkeiten und ‚Potenzen', mit denen ausgerüstet das reproduktive Element jeder Art natürlich oder künstlich, geschlechtlich oder ungeschlechtlich den Entwicklungsprozeß beginnt, um dem ganzen neuen Organismus oder einem Teil desselben Ursprung zu geben" [2]).

Die Beobachtungen, welche in der Biologie sowohl auf dem Gebiete der Botanik als auch der Zoologie gemacht wurden, beweisen, daß nicht alle Eigenschaften, welche den mütterlichen Organismus auszeichneten, sich auf die Nachkommen vererben. Es wurde ferner mehrmals eine Abnahme der Intensität im Auftreten gewisser elterlicher Charaktere in der nächsten Generation festgestellt. Der Einfluß, welchen die beiden Eltern auf die von ihnen erzeugten Nachkommen ausüben, ist ebenfalls nicht immer gleichmäßig. Bei der Betrachtung der ganzen Vererbungserscheinung drängt sich weiter die Frage nach den kausalen Momenten der Vererbung auf, die Frage, wie es dazu kommt, daß die Charaktere der elterlichen Organismen in der zweiten oder dritten Generation wiedererscheinen. Aus allen diesen Betrachtungen ergeben sich Aufgaben, deren Ermittlung die Wissenschaft von der Vererbungslehre erwartet.

Zuerst muß die Analyse der sich vererbenden Merkmale durchgeführt werden. Man muß nämlich die Frage beantworten, was sich vererbt und welche Charaktere nur als Eigenschaft gewisser Generationen zu betrachten sind und sich auf die Nachkommen nicht übertragen.

Ein weiteres Kapitel der Vererbungslehre bildet die Betrachtung der Regeln, nach welchen vererbbare Eigenschaften auf die weiteren Generationen übergehen, mit anderen Worten, wie sich die Merkmale vererben.

Endlich gehört hierher das Problem nach den kausalen Momenten der Vererbung, d. h. die Frage, warum die betreffenden elterlichen Charaktere vererbt werden. Mit diesem Gegenstand befaßt sich jene Disziplin, welche in der Biologie als Entwicklungsphysiologie oder Entwicklungsmechanik bezeichnet wird.

Ueber das Vererbungsproblem gibt es bereits eine kolossale Literatur, welche besonders in der neueren Zeit gewaltig gewachsen ist. Eine beträchtliche Anzahl von Spezialzeitschriften und Archiven sammelt diesbezügliche Arbeiten, besonders seit der Neuentdeckung der Mendelschen Regel.

Es ist selbstverständlich, daß ich hier nicht eine Darstellung dieses Gegenstandes geben kann, wie sie sich für ein Handbuch eignen würde, sondern sehe mich vielmehr gezwungen, mich auf eine gedrängte Zusammenfassung der wichtigsten Forschungsresultate auf diesem Gebiete zu beschränken; es handelt sich an dieser Stelle

1) Ich habe früher die Vererbung folgendermaßen definiert: „Unter Vererbung verstehen wir ein Geschehen, welches sich dadurch äußert, daß der Organismus den morphologischen Ausgangspunkt seiner Entwicklung aus einem bestimmten Teil seines Körpers zu erzeugen und vermittelst desselben seine Eigenschaften auf die sich daraus entwickelnde Nachkommenschaft zu übertragen vermag" (56).

2) „Heredity is the sum total of the inherent potences with which a reproductive element of any kind, natural or artificial, sexual or asexual, giving rise to a whole or to a part, enters upon the developmental process."

darum, die Leser in großen Zügen über die Zeugungsphysiologie zu orientieren.

In neuerer Zeit ist eine beträchtliche Anzahl von Monographien über das Vererbungsproblem erschienen, auf die ich hier verweisen möchte: Die jüngst veröffentlichten Werke von BATESON (7), BAUR (8), CASTLE (18), GODLEWSKI (56), GOLDSCHMIDT (58) HÄCKER (64), JOHANNSEN (94), PLATE (137) u. a. stellen das Vererbungsproblem von verschiedenen Gesichtspunkten dar.

2. Die Bedeutung verschiedener Merkmale der lebendigen Substanz für die Vererbung.

Bei der Diskussion des Vererbungsproblems muß die zweifache Bedeutung des Begriffs der Heredität berücksichtigt werden. Erstens ist zu beachten, daß man bei der Vererbung an die Bedeutung des konservativen Prinzipes für die Mannigfaltigkeit der lebendigen Substanz denkt, durch welches die morphologischen und physiologischen Merkmale sich durch ganze Reihen von Generationen forterben, so daß hierdurch die Individualität einzelner biologischer Einheiten erhalten bleibt. Andererseits aber steht die Vererbung im Dienste der Evolution der lebendigen Materie, da alles, was neu entsteht, sich nur dann erhalten kann, wenn es sich vererbt und auf die späteren Generationen übergeht. Die Vererbung bezieht sich demnach entweder auf die längst in der betreffenden biologischen Form vorhandenen Eigenschaften, oder aber auf ihre Abänderungen, Modifikationen, welche im Laufe der Generationen blastogen, also im Keimplasma, oder somatogen, also im vegetativen Körperteil des Organismus entstehen können.

Daß die Merkmale, welche die gesamten Typen, Ordnungen, Klassen, Familien, Sippen, Arten und Rassen charakterisieren, sich auf die Nachkommen vererben, ist eine längst bekannte Tatsache und wir haben tagtäglich Gelegenheit, die so häufig vorkommende Aehnlichkeit zwischen Eltern und Kindern oder zwischen Geschwistern zu konstatieren.

Zieht man aber die Charaktere in Betracht, welche eine bestimmte Rasse oder Art kennzeichnen, so fällt es gleich auf, daß solche Merkmale nicht in allen Generationen und Individuen mit gleicher Intensität auftreten. Eine vollständige Aehnlichkeit zwischen zwei aufeinander folgenden Generationen, also eine absolute Vererbung, ist nie zu erwarten, da der lebendigen Materie die Eigenschaft der Variabilität innewohnt. Mit Recht hebt JOHANNSEN (94) hervor, daß man hier nicht von zwei besonderen Kräften: der Vererbungs- und der Variabilitätskraft sprechen darf, ebensowenig, wie man bei der Schießfertigkeit nicht etwa von der Fähigkeit, das Zentrum zu treffen und der Fähigkeit, vorbeizuschießen, spricht, man darf jedoch nicht vergessen, daß die Resultate der Vererbungserscheinung von verschiedensten Faktoren abhängig sind, welche in der Genauigkeit der Wiedererzeugung der elterlichen Eigenschaften ihren Ausdruck finden.

Oft scheinen diese Abweichungen in der Struktur oder in den physiologischen Charakteren „spontan“ aufzutreten, also ohne jede nachweisbare Ursache; man gewinnt den Eindruck, als ob etwas in der Keimzelle, welche den Ausgangspunkt der Entwicklung bildet, modifiziert wäre und man spricht in solchem Falle von der blasto-

genen Modifikation resp. von blastogener oder angeborener Variabilität.

Im anderen Falle lassen sich die neu entstehenden Merkmale oder besser die Modifikationen der elterlichen Merkmale auf die Einwirkung gewisser äußerer oder innerer Faktoren zurückführen. Man kann ganz sicher nachweisen, daß sie nicht als Aeußerung der bereits im Keimplasma vorhandenen Anlagen enstehen, sondern als Reaktion des Somas durch die Einwirkung äußerer oder innerer Momente in der individuellen Ontogenese erworben wurden. Man spricht in diesem Falle von erworbenen oder somatischen Eigenschaften resp. Modifikationen.

In diesem Kapitel werden wir es versuchen, die blastogene oder angeborene Variabilität in bezug auf das Vererbungsproblem zu prüfen. Die modernen Vererbungsstudien haben nämlich festgestellt, daß die infolge der Variabilität entstandenen Modifikationen in bezug auf ihren Vererbungswert nicht als gleichwertig gelten können.

Es ist allgemein bekannt, daß die geringen Differenzen besonders in quantitativer Hinsicht bezüglich der Intensität verschiedener Merkmale zwischen den Eltern und Kindern resp. zwischen verschiedenen Geschwisterindividuen als Ausdruck der ersten Kategorie der Variabilität aufgefaßt werden muß, nämlich der fluktuierenden oder kontinuierlichen Variabilität. Sie beruht also auf der beständig bei jeder Ontogenese auftretenden Ungleichheit zwischen Nachkommen und Vorfahren resp. einzelnen Geschwistern.

Die ersten rationellen Untersuchungen über die Frage, ob und inwieweit sich solche Veränderungen der elterlichen Merkmale vererben, stammen von Galton (52); in seinen Forschungen bedient er sich als erster der Methode der Behandlung einzelner Eigenschaften für sich, und befaßt sich hauptsächlich mit der quantitativen Seite des Problems resp. mit der Intensität einzelner Merkmale.

In bezug auf das Vererbungsproblem, welches uns hier ausschließlich interessiert, drängt sich zuerst die Frage auf, welchen Vererbungswert die einzelnen Modifikationen im Bau der Organe haben können. Es müssen dabei quantitativ die betreffenden Merkmale bei den Eltern und ihren Nachkommen bestimmt werden. In den älteren Studien, besonders denjenigen von Galton, wurden z. B. die Längen verschiedener Individuen einer gewissen Pflanzenart, oder die Größen verschiedener menschlicher Individuen bestimmt. Daraus wurde eine Reihe von Zahlen zusammengestellt, die quantitative Unterschiede aufwiesen. In einer solchen Reihe kann man stets einen Mittelwert feststellen sowie auch die quantitativen Abweichungen nach oben und unten. Als Beispiel nehmen wir eine anthropologische diesbezügliche Zusammenstellung, in welcher sowohl die Größe des Körpers der gemessenen Soldaten, wie auch die Anzahl der Soldaten angeführt ist und zwar in der Weise, daß wir hier angeben, wie viele Soldaten auf 1000 gemessene die betreffende Größe haben[1]):

Größe in Zoll:	60	61	62	63	64	65	66	**67**	68	69	70	71	72	73	74	75	76
Anzahl Soldaten pro 1000:	2	2	20	48	75	117	134	**157**	140	121	80	57	26	13	5	2	1

Der Mittelwert (hier 67) entspricht, wie sofort aus dieser Zusammenstellung ersichtlich ist, der größten Anzahl von Individuen,

1) Die Zahlen stammen aus der Quatteletschen Statistik her und wurden aus dem Werke von Goldschmidt (58) entnommen.

die kleinsten Zahlen stehen an beiden Enden der Reihe, dazwischen liegen alle Uebergänge symmetrisch gruppiert. Nun hat man in weiteren Forschungen auch die Nachkommen der Individuen untersucht, deren Zugehörigkeit zu einzelnen Klassen früher bestimmt worden war. Wenn man nun z. B. Nachkommen der kleinsten Individuen untersuchte und sie mit Nachkommen der großen verglich, so ergab sich, daß die letzteren im Durchschnitt größer, die ersteren kleiner sind. Zieht man jedoch den Mittelwert der Nachkommen in Betracht, so ist er bei den von kleinen Eltern abstammenden Individuen kleiner als bei der elterlichen Generation. Er betrüge z. B. in den von uns angeführten Generationen nicht 67 wie bei Eltern, sondern z. B. 65; dagegen ist der Mittelwert des untersuchten Merkmales bei den Nachkommen, die von größeren Eltern abstammen, größer als derjenige der Eltern und betrüge z. B. etwa 69, nicht 67. Im ersteren Falle haben wir für unser Studium kleinere Eltern gewählt und in der Nachkommengeneration ein Abweichen des Mittelwertes nach unten, also in der Minus-Richtung konstatiert; im letzeren dagegen finden wir bei den Nachkommen von größeren Eltern ein Abweichen des Mittelwertes in der Plus-Richtung. Bei genauerer Vergleichung der Quantität der Mittelwerte der aufeinander folgenden Generationen sehen wir also deutlich, daß zwar der Mittelwert der Nachkommengeneration in gleicher Richtung wie die Größe der Eltern abweicht, daß aber die äußere Grenze dieser Schwankungen geringer ist als bei den Eltern.

Auf Grund zahlreicher statistischer Untersuchungen stellt Galton seine Rückschlagsregel der Vererbung auf, nach welcher die Kinder etwa $^2/_3$ der Abweichungen der Eltern erben, während $^1/_3$ der Abweichung vom Mittelwert der Intensität bei dem Uebergang auf die Nachkommengeneration verloren geht.

In einem gewissen Widerspruch zu der Rückschlagsregel steht ein anderer sich auf die Vererbung der Variationsmerkmale beziehender und aus den statistischen Zusammenstellungen gezogener Schluß, daß nämlich eine konsequent geführte Selektion bei aufeinander folgenden Generationen infolge der Vererbungsfähigkeit und trotz des dabei wahrnembaren Rückschlages zur Verschiebung des Mittelwertes der in Rede stehenden Eigenschaft führen kann. Demnach müßte man annehmen, daß konsequente Selektion die Ausbildung einer mit neuen Eigenschaften ausgestatteten Type zur Folge haben dürfte.

Es ergibt sich jedoch aus den rationell durchgeführten und gut analysierten Forschungen des berühmten dänischen Botanikers Johannsen (94), daß diese Schlüsse sich nicht aufrecht erhalten lassen.

Der genannte Autor hat zuerst die Frage aufgeworfen, ob wir bei Betrachtung des ganzen Bestandes der Nachkommen dieselben als einen einheitlichen Typus auffassen dürfen. Unter dem Begriff „Typus" versteht Johannsen „immer nur eine Beschaffenheit, oder — genauer gesagt — da wir ja vorläufig hier nicht nur mit quantitativen Unterschieden zu tun haben, ein Maß einer Beschaffenheit". Nun glaubt er, daß wir schon aus dem Material von Galton bei den Nachkommen von großen, mittelgroßen und kleinen Menschen wenigstens drei Gruppen, drei Typen nach der Körperlänge unterscheiden können, und zwar den Typus der Plusabweicher über 70", der Minusabweicher unter 67" und der Mittelmaß-

individuen zwischen 67"—70". Zu dieser Annahme berechtigen uns die beträchtlichen quantitativen Unterschiede. Obschon sich also eine einheitliche Reihe von Uebergängen auch zusammenstellen läßt, so kann auf Grund dieser ausschließlich statistischen Untersuchungen nicht entschieden werden, ob ein solcher Typus einheitlich ist. oder das Vorhandensein von Gruppen verschiedener Natur verschleiert. Eine Antwort hierauf kann nur eine biologische Analyse liefern. Die Bastardexperimente von JOHANNSEN, in welchen als Versuchmaterial z. B. lange und kurze Bohnen gewählt wurden, wo also verschiedene Typen an dem Zeugungsakt schon sicher teilgenommen haben, ergaben Resultate, welche in Zahlen ausgedrückt eine ganz ähnliche Reihe darstellen, wie die oben besprochene GALTONsche statistische Reihe.

Schon daraus ist ohne weiteres ersichtlich, daß der „Typus", vom statistischen Gesichtspunkte aus, als solcher betrachtet, „nur eine Erscheinung oberflächlicher Natur ist, welche täuschen kann; erst durch weitere Untersuchungen wird entschieden, ob ein einziger oder mehrere biologisch verschiedene Typen vorhanden sind. Darum könnte man den statistisch hervortretenden Typus passend als Erscheinungstypus bezeichnen oder kurz und klar als Phänotypus"[1]. „Durch das Wort Phänotypus ist nur die notwendige Reservation genommen, daß aus der Erscheinung selbst kein weitergehender Schluß gezogen werden darf. Ein gegebener Phänotypus mag Ausdruck einer biologischen Einheit sein; er braucht es aber durchaus nicht zu sein. Die in der Natur durch variationsstatistische Untersuchungen gefundenen Phänotypen sind es wohl in den allermeisten Fällen nicht." (JOHANNSEN, p. 123.)

Es ist demnach klar, daß bei Benutzung rein statistischer Methoden, wie es GALTON tat, das Ergebnis bloß auf die Verschiebung des Mittelwertes der Phänotypen hinweist.

Wir gehen jetzt weiter: aus zahlreichen Untersuchungen sowohl auf dem Gebiete der Vererbungslehre wie der Entwicklungsmechanik ist bekannt, daß durch das Vorhandensein aller morphologischen und physiologischen Eigenschaften jeder Organismus sich gewissermassen auf die in den Gameten resp. Zygoten inhärenten Anlagen zurückprojizieren läßt, welche Gameten den Ausgangspunkt der Entwicklung gebildet haben. Die Natur dieser Anlagen, die JOHANNSEN „Gene" nennt, ist bisher nicht näher erforscht, obschon es keinem Zweifel unterliegt, daß die Gameten besondere voneinander trennbare Gene enthalten. Wenn die im Organismus hervortretenden Eigenschaften auch quantitativ voneinander abweichen, so ist nach JOHANNSENS Untersuchungen anzunehmen, daß dies durch verschiedene Gene der Gameten bedingt ist. Die Unterschiede in den Phänotypen können durch die bezüglichen Differenzen in den Genen bedingt sein: also genotypische Natur haben.

Nun hat sich aber JOHANNSEN eine weitere Frage gestellt, und zwar ob alle augenfälligen phänotypischen Unterschiede auch genotypisch sind. Wenn durch Selektion von Plus- und von Minusabweichern Nachkommen erzielt werden können, welche einen anderen, nämlich nach der Selektionsrichtung verschobenen Typus, also Phänotypus haben, so drängt sich jetzt die Frage auf, ob diese

1) Von φαίνομαι = scheinen.

Verschiebung wirklich durch *genotypische Aenderung* veranlaßt wird. In diesbezüglichen Untersuchungen ging Johannsen von der Ansicht aus, daß sich diese Frage doch auf statistischem Wege, wie es Galton oder Pearson (132, 132a) versuchten, nicht entscheiden läßt. Bei allen solchen Zusammenstellungen wurde doch ein Material verwendet, das durchaus nicht als eine *Einheit* angesehen werden kann, sondern vielmehr ein *Gemenge* darstellt, es war immer ein Bestand von Tieren oder Pflanzen, bei denen eine mehr oder weniger freie Paarungswahl stattfand. Deshalb schien es von Bedeutung zu sein, die Sache an einem Material zu prüfen, an welchem man durch Anwendung der Selbstbefruchtungsmethode und Getrenntzüchtung jeder Pflanze die Vererbung und Variabilität bei einem wirklich einheitlichen Typus beobachten könnte. Ein solches Studium verdanken wir Johannsen. Die Nachkommen eines einzigen selbstbefruchtenden Individuums, das selbst kein Bastard ist, wurden von ihm *reine Linie* genannt. Die Selbstbefruchtung muß hier auch weitergeführt werden. Da nun die Selbstbefruchtung die Variabilität nicht ausschließt, kann hier ermittelt werden, wie sich in den reinen Linien die Nachkommen größerer und kleinerer Individuen verhalten werden. Wir haben bereits gesehen, daß in *Populationen*, d. i. in Beständen von Tieren oder Pflanzen, bei welchen mehr oder weniger freie Paarungswahl herrscht, also ohne Anwendung von Selbstbefruchtung, einer Steigerung der Merkmalsintensität bei den Eltern auch eine solche bei den Nachkommen entspricht. Johannsen (95) hat z. B. die Vererbung und Variabilität in reinen Linien bei den selbstbefruchtenden Bohnen untersucht, und sie in der nachstehenden Tabelle in bezug auf das Samengewicht zusammengestellt:

Erblichkeit des Samengewichts in einer reinen Linie.

Gewicht der Mutterbohnen	Gewicht der Tochterbohnen in Milligramm									Summe	Mittleres Gewicht der Töchtergruppen
	10	20	30	40	50	60	70	80	90		
30 mg	—	1	—	2	7	15	19	7	—	51	63,53 mg
40 „	—	5	8	41	145	357	202	9	—	767	59,34 „
50 „	1	4	25	126	461	1150	565	59	3	2394	59,51 „
60 „	—	—	17	82	329	820	367	18	—	1633	59,14 „
70 „	—	—	1	1	11	72	39	3	—	134	61,12 „
Summe	1	10	51	252	953	2414	1192	96	3	4979	59,45 mg

Aus dieser Tabelle ist sofort ersichtlich, daß mit dem größeren Gewichte der Mutterbohnen in *reinen Linien* das Gewicht der Tochtersamen durchaus nicht zunimmt, sondern daß die Nachkommen in ähnlicher Weise wie die Eltern über den Bereich des Typus der betreffenden Linie nicht hinausgehen.

Daraus ergibt sich also, daß die Selektion, welche in den verunreinigten Populationen die Verschiebung der Typen in der Selektionsrichtung hervorruft, *hier in reiner Linie absolut wirkungslos* bleibt. Das haben vollauf auch die späteren Versuche von Johannsen, wie auch diejenigen anderer Autoren sowohl an pflanzlichem wie an tierischem Material bestätigt.

Von zahlreichen an tierischem Material durchgeführten Studien möchte ich an dieser Stelle nur die sehr interessanten und gründlich

durchdachten Untersuchungen von Jennings (88—93) erwähnen, welcher an Paramäcien experimentierte und zwar die Größe dieser Infusorien als Untersuchungsmerkmal ins Auge faßte. Dort, wo vegetative Fortpflanzung stattfindet und wo keine Verunreinigung durch andere Typen möglich ist, kann man mit Anwendung der gewöhnlichen Isolationsmethoden leicht reine Linien kultivieren. Jennings hat hier zuerst die Selektion in Populationen durchgeführt und die Rückschlagsregel konstatiert, wobei man aber doch eine Verschiebung in die Selektionsrichtung wahrnehmen konnte. Bei reinen Linien dagegen hat sich die Selektion auch für die Protozoen als wirkungslos erwiesen.

Ich kann hier leider nicht näher auf diese Arbeiten eingehen, möchte nur bei Gelegenheit auf die Wichtigkeit derjenigen Arbeiten von Jennings (88—93) hinweisen, in denen er den Einfluß der Konjugation auf die Vererbungsverhältnisse bei Paramäcien bespricht, die auch das von uns bereits früher diskutierte Verjüngungsproblem ergänzen. Hier kann ich bloß hervorheben, daß nach Jennings (93, p. 378) die Konjugation als Quelle verschiedenster Variationen im Sinne der erblichen Differentiation verschiedener „Linien" aufzufassen ist.

Die Studien von E. Hanel (66a) über Hydren, von Woltereck (190a) über Daphnien bestätigen ebenfalls die Resultate von Johannsen.

Alles, was hier über Variationen gesagt wurde, bezieht sich auf die Kategorie der fluktuierenden Variationsmerkmale.

Von größter biologischer und evolutionistischer Bedeutung ist aber die zweite Kategorie der Merkmale, deren genauere Erforschung wir den epochemachenden Studien von de Vries (180) verdanken. Es handelt sich hier um diejenigen Variationserscheinungen, welche von dem genannten Autor als Mutationen bezeichnet wurden, und welche in bezug auf die Vererbbarkeit besonders wichtig sind.

Unter Mutation versteht man die Abweichungen von dem gewöhnlichen Arttypus, welche spontan, gewöhnlich in periodischen Zeitabständen sprungweise hervortreten, ein oder mehrere Charaktere einer Art mit einem Schlage qualitativ abändern, resp. neubilden und sich zuerst entweder an einer aus einem Samen hervorgehenden ganzen Pflanze oder an einem aus einer Knospe sich entwickelnden Teil derselben zeigen. Bei den Tieren wurden ebenfalls Mutationen beobachtet (vgl. Tower, 174; Nussbaum, 129). Sie sind von ihrem ersten Auftreten an stets konstant bei der Vererbung, was ihnen eine große Bedeutung im Evolutionsprinzip sichert.

Aber auch andere auf dem Wege der Variabilität neuentstehende angeborene Merkmale können vererbt werden. Die Darwinschen „single variations" wurden ebenfalls von de Vries untersucht. Unter diesem Namen versteht man die stoßweise auftretenden, verhältnismäßig wenig variablen Neuheiten, welche sich ebenfalls durch Vererbung fixieren. Man unterscheidet solche Merkmale von den sogenannten fluktuierenden, denen man früher die Bedeutung einer kontinuierlichen Umwandlung der lebenden Materie zuschrieb. Die Forschungen von de Vries haben nachgewiesen, daß in bezug auf das Evolutionsprinzip diesen Eigenschaften keine so hohe Bedeutung zukommt. Die Vererbung der fluktuierenden Charaktere findet allerdings statt, man gewinnt jedoch den Eindruck, daß sie in der nächsten Generation nicht mit derselben Intensität auftreten. Diese

Neuheiten sind sehr variabel, was sich besonders in dem quantitativen Charakter der Vererbung geltend macht.

Was die Vererbung der teratologischen Eigenschaften betrifft, so unterliegt es keinem Zweifel, daß sie sich auch vererben können, obschon man nicht behaupten kann, daß sie sich vererben müssen. In neuerer Zeit wurde dieses Problem unter anderen auch von D. BARFURTH (1, 2, 3) gründlich untersucht. Dieser Forscher studierte nämlich die Vererbung der Hyperdaktylie bei den Hühnern der Orpingtonrasse und stellte in seinen Versuchen fest, daß sich diese Mißbildung sowohl durch die Mutter als auch durch den Vater auf die Nachkommenschaft in einem beträchtlichen Prozentsatz vererben kann. Es wird aber nur die Mißbildung im allgemeinen, nicht die besondere Variante derselben (in unserem Fall der verschiedene Grad der Hyperdaktylie) auf die Nachkommen übertragen.

Die teratologischen Merkmale können oft als Abweichungen in der physiologischen Funktion eines gewissen Organs auftreten. Zu diesen Anomalien muß meiner Ansicht nach die Erscheinung der Hämophilie gezählt werden. Die Hämophilie äußert sich bekanntlich dadurch, daß jede Blutung sehr schwer gestillt werden kann. Die Natur dieser Erscheinung ist bisher noch nicht voll erklärt, von den Pathologen wird sie jedoch als Anomalie in der Blutzusammensetzung (es handelt sich besonders um Gerinnungsfermente) und in der abweichenden Beschaffenheit des Gefäßendothels aufgefaßt. Die Hämophilie ist vererbbar und zwar in ganz besonderer Weise, indem hier nämlich das Geschlecht des Individuums eine große Rolle spielt. Aus den Stammbäumen der Bluterfamilien, z. B. aus dem von LOSSEN zusammengestellten Stammbaum, welcher im Handbuch der Mißbildungslehre von E. SCHWALBE (150) veröffentlicht wurde, geht hervor, daß in einer solchen Familie z. B. nur männliche Individuen Bluter sind, daß jedoch diese Mißbildung durch das weibliche Geschlecht zur Vererbung gelangt, oder vice versa. Diese Tatsache ist für die Vererbungslehre sehr wichtig; sie beweist, daß ein bestimmter vererbbarer Charakter auch latent werden kann, wenn andere näher unbekannte Faktoren ihn nicht hervortreten lassen.

Was den Zusammenhang mit dem Geschlecht anbelangt, so kann dasselbe nach meiner Beurteilung das Hervortreten dieses Merkmales direkt beeinflussen. Es handelt sich hier vielmehr um eine Korrelationserscheinung, d. h. es müssen wahrscheinlich dieselben auslösenden Momente für den ganzen Charakterenkomplex wirksam sein.

Auch die Farbenblindheit wird in ihrem vererbbaren Auftreten mit dem Geschlecht zusammenhängen.

Die Vererbung der teratologischen Merkmale hat jedoch für das Evolutionsprinzip keine besondere Bedeutung, und zwar aus dem Grunde nicht, weil, wenn sich auch manche Mißbildungen erblich erweisen, die Zahl der Generationen, in welchen sie sich äußern, dennoch oft recht beschränkt ist. In anderen Fällen wieder liegt es direkt in der Natur der Mißbildung, daß die damit behafteten Individuen oft ziemlich kurzlebig sind und sich nicht fortpflanzen.

Die Art und Weise der Vererbbarkeit solcher Anomalien wurden in neuerer Zeit auf dieselben Regeln zurückgeführt, nach denen die Vererbung anderer angeborenen Charaktere erfolgt. Wir werden noch auf diesen Gegenstand zurückkommen.

3. Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften.

Viel diskutiert wurde in neuerer Zeit die Frage, ob sich die sogenannten erworbenen Charaktere auf die Nachkommen vererben. Bei der Erörterung dieses biologisch sehr wichtigen Problems ist zu beachten, daß hier sehr viel an der Fragestellung liegt, da eben davon auch die Antwort abhängig ist. Wenn die Rede von den „erworbenen Merkmalen" ist, so denkt man hier selbstverständlich an die Eigenschaften, welche während des individuellen Lebens eines Individuums unter dem Einfluß gewisser äußerer resp. bestimmter innerer Faktoren entstanden sind. Die äußere Welt ruft in der gewissermaßen plastischen lebendigen Materie verschiedene Modifikationen hervor, welche auch als Resultat einer gewissen Lebensweise entstehen können, und es drängt sich die Frage auf, ob die Dauer solcher Modifikationen sich nur auf die Lebenszeit eines Individuums beschränkt, oder ob sie auch auf seine Nachkommenschaft erblich übergeht. Die Entstehung der während des Lebens auftretenden Merkmale muß als Reiz- resp. Erregungswirkungen aufgefaßt werden, was Semon (152, 153) mit Recht hervorhebt, denn bei den Eltern ist der „Erwerb" einer hierhergehörigen Eigenschaft nichts anderes als die Reaktion einer reizbaren plastischen Substanz auf bestimmte Reize. Diese Reaktion trägt den Charakter einer Modifikation entweder im physiologischen oder morphologischen Merkmalskomplex des betreffenden Individuums. Semon geht in seinem Gedankengang noch weiter, er glaubt nämlich, „daß Reizwirkungen, die bei der Elterngeneration, welche den Reizen selbst ausgesetzt worden war, nur schwach in Erscheinung getreten sind, bei der nächsten Generation überhaupt nicht mehr merklich hervortreten. Wir dürfen deshalb auch nicht erwarten, daß jede Reizwirkung in manifester Weise von der einen Generation auf die andere vererbt wird, wir müssen vielmehr erwarten, daß dies nur in günstigen Fällen geschieht." Er glaubt aber, daß zum Nachweis der Vererbung eines erworbenen Merkmales die Feststellung „einer gesteigerten Disposition zur Reproduktion des Vorganges" genügt. Auch Baur (8, 8a) faßt die Vererbung der erworbenen Eigenschaften, als eine Anordnung der Reaktionsweise bei der Nachkommengeneration auf.

Nach der Beurteilung der meisten Biologen ist es von prinzipieller Wichtigkeit, die Genese solcher erworbenen Merkmale bei Elternindividuen genau kennen zu lernen, und zwar sowohl hinsichtlich der Faktoren, welche die betreffende Modifikation veranlaßt haben, wie auch in bezug auf die Art und Weise, wie diese Faktoren auf den Organismus eingewirkt haben, ob also der ganze Körper oder nur einzelne Organe beeinflußt wurden. Infolge der Einwirkung der veränderten Temperatur- und der Beleuchtungsverhältnisse, unter der Wirkung mechanischer Reize und anderer äußerer Bedingungen, auch unter dem Einfluß innerer Faktoren, wie der Gebrauch oder Nichtgebrauch der Organe, können im Laufe des individuellen Lebens oft weitgehende Veränderungen zustande kommen. Alle diese im Organismus unter der Einwirkung äußerer oder innerer Faktoren entstehenden Eigenschaften sind im allgemeinen Sinne des Wortes als erworben zu bezeichnen. Die Vererbung der erworbenen Eigenschaften wurde früher in geringerem oder höherem Grade fast allgemein angenommen. Die von Lamarck begründete Deszendenzhypothese erblickte in der Vererbung erworbener Charaktere eines der wichtigsten

Momente der Evolution. Auch der von EIMER aufgestellten Hypothese wurde dies Prinzip zugrunde gelegt. Aber erst WEISMANN gebührt das bleibende Verdienst, eine wirklich wissenschaftliche Würdigung und Analyse des Problems der Vererbung erworbener Eigenschaften in der Biologie angebahnt zu haben. WEISMANN ist der Ansicht, daß in den Bestandteilen der lebenden Wesen eine deutliche Segregation der Elemente sich durchführen läßt, und zwar in die somatischen und die generativen Zellen. Ich habe in unseren bisherigen Betrachtungen mehrmals den Unterschied zwischen diesen beiden Zellenkategorien erklärt. Die Veränderungen, welche unter dem Einfluß der äußeren oder der inneren Faktoren in den Organismen entstehen, betreffen nach WEISMANN größtenteils die somatischen Elemente. Da jedoch die generativen Zellbestandteile des Individuums eine Sonderstellung in der Organisation desselben einnehmen, können sich diese Veränderungen auf die generativen Zellen nicht übertragen und deshalb auch nicht vererbt werden. Die WEISMANNsche Lehre von der Scheidung der generativen Zellbestandteile, welche zusammen das Keimplasma bilden, von dem somatischen Protoplasma führt also notwendig zu der Annahme, daß die durch das „Soma" erworbenen Charaktere sich nicht vererben. Diese Lehre wurde von vielen Autoren angenommen; es werden jedoch auch von anderen Autoren Argumente ins Feld geführt, welche gegen diese Hypothese zu sprechen scheinen. Die äußeren Faktoren, welche in der lebendigen Materie tiefgreifende Veränderungen hervorrufen, können vielleicht neben dem Soma auch das Keimplasma direkt beeinflussen (simultane Reize von PLATE). Wir haben es hier mit der sogenannten Parallelinduktion zu tun. In solchen Fällen kann man von einer Erwerbung neuer Eigenschaften sprechen, da die somatischen Zellen beeinflußt werden; da jedoch gleichzeitig auch die Keimzellen unter dem Einfluß derselben Faktoren modifiziert werden können, so können auch eventuell die im Keimplasma inhärenten erblichen Anlagen modifiziert werden. Es ist endlich zu beachten, daß im Lichte der JOHANNSENschen Lehre die Tier- und Pflanzenarten keine „reinen Linien" darstellen, daß sie keine einheitlichen Typen, sondern sogenannte Phänotypen sind. Es treten demnach gewisse Merkmale nicht manifest auf, obschon ihre Anlagen im Keimplasma inhärent sein können. Die Rolle der direkten Beeinflussung des Keimplasmas durch äußere Faktoren würde in diesem Fall darauf beruhen, daß die latent bleibenden Anlagen durch die betreffenden Reize aktiviert werden.

Beim Uebertragen der während des individuellen Lebens der Elterngeneration erworbenen Eigenschaften auf die Nachkommengeneration sind demnach folgende theoretisch begründete Eventualitäten in Betracht zu ziehen:

1. Durch die Einwirkung äußerer Faktoren kommt der Erwerb der neuen Eigenschaften im Soma des Individuums zustande, und gleichzeitig vollzieht sich die Modifikation des Keimplasmas, welche die Vererbung der neuen Eigenschaften sichert.

2. Gleichzeitig mit dem Beibringen neuer Charaktere in dem somatischen Teil des Organismus, werden diejenigen Anlagen des Keimplasmas durch seine direkte Beeinflussung aktiviert, welche bisher nicht manifest auftreten.

3. Die Faktoren, welchen der Organismus den Erwerb neuer Merkmale verdankte, beeinflussen nur und ausschließlich den soma-

tischen Organismusteil, so daß das Keimplasma nicht affiziert wird. Ist in diesem Fall trotzdem die erbliche Uebertragung der neuerworbenen Merkmale auf die Nachkommengeneration nachgewiesen, so müßte angenommen werden, daß das Keimplasma durch somatische Gewebe beeinflußt worden ist. Die äußere Welt hat demnach bloß einen indirekten Einfluß auf die Vererbung gehabt.

Wenn wir nach Durchführung dieser Analyse fragen, ob überhaupt Merkmale, welche nicht angeboren sind, sondern im individuellen Leben erworben wurden, sich vererben, so wird die Antwort unzweifelhaft bejahend ausfallen müssen. Hält man in der biologischen Literatur Umschau, so kann mit größter Leichtigkeit eine ganz beträchtliche Anzahl von Fällen aufgezählt werden, die zu unserer ersten Kategorie gehören und bei denen die Vererbung der neuerworbenen Eigenschaften über jedem Zweifel steht. Die Merkmale werden durch den somatischen Teil des Organismus neuerworben, gleichzeitig wird aber auch das Keimplasma mitbeeinflußt.

In neuerer Zeit hat man aber den Begriff dieser erworbenen Charaktere bedeutend eingeengt, und zwar hat man sie auf sogenannte somatogene Eigenschaften beschränkt. Sehr gut finde ich die diesbezügliche Definition von W. Roux (143, p. 277): „Unter Vererbung somatogener oder vom Soma erworbener oder kurz (NB. zu kurz) bloß sogenannter erworbener Variationen ist zu verstehen die Uebertragung der durch irgendwelche äußere oder innere (NB. nicht ererbte) Einwirkung im Soma entstandenen Veränderung auf die Nachkommen, also auf die folgenden Generationen, ohne daß die primären alterierenden Einwirkungen auch auf die Keimzellen oder auf die Nachkommen entsprechend verändernd wirken.“

Nun muß ferner beachtet werden, worauf wieder W. Roux mit besonderem Nachdruck aufmerksam macht, daß eine Vorbedingung jeder Vererbung ist, daß das am Organismus am Soma Sichtbare, Differenzierte in einen undifferenzierten Zustand, in den Keim resp. Gameten übergehe. „Diese Zurückverwandlung des Explicitum in ein Einfaches, Unentwickeltes, in ein Implicitum muß als das Wesen und damit als das eigentliche Problem der Vererbung betrachtet werden“ (Roux, 143, p. 281). Erst während derEntwicklung der nächsten Generation muß aus diesem undifferenzierten Zustande wieder die differenzierte Mannigfaltigkeit der Merkmale entstehen.

In Anbetracht dieser Zustände segregiert Roux den ganzen Prozeß der Vererbung der erworbenen somatogenen Charaktere in drei Phasen:

1. Die Translatio hereditaria, die Uebertragung einer Veränderung des mehr oder weniger weit entwickelten Individuums, also des Somas, auf den Keim.

Diese Uebertragung kann eventuell ganz passiv sein. Wenn z. B. Sitowski (158) die Raupen von *Tineola bisselliella* mit einer mit Sudanfarbstoffen durchtränkten Wolle fütterte und alle Gewebe, die Fett enthielten, also auch die Keimzellen des Eierstockes rot gefärbt erscheinen, so handelt es sich hier um passive Translation dieser Verfärbung aus dem Soma auf die Keimzellen. Zu dieser Kathegorie könnte event. die perminative Uebertragung der Krankheitserreger (*Pebrine, Spirochaete pallida* usw.) durch Geschlechtselemente gerechnet werden.

2. Die **Implikation** oder **blastoide Metamorphose**, d. i. die Umwandlung der neuen Eigenschaft des mehr oder weniger entwickelten Somas in eine dem Keimplasma entsprechende Beschaffenheit. Wie dieser Vorgang sich vollzieht, ist schwer hier kurz zu schildern; die betreffende Darstellung hängt sehr viel von der Auffassung des Entwicklungsprozesses ab, worauf ich an dieser Stelle nicht näher eingehen kann. Ich möchte bloß hervorheben, daß die moderne Vererbungslehre mit unabweisbarer Notwendigkeit zur Annahme gewisser Merkmalsanlagen führt. Die Natur solcher Anlagen ist bisher absolut nicht näher erforscht, obschon viel für ihren enzymatischen Charakter spricht. Allerdings besteht diese Phase der Rouxschen Einteilung des Vererbungsprozesses in der Erzeugung der betreffenden Anlagen im Keimplasma.

3. Die **blastogene Insertion** oder die **keimbildende Einfügung** der neuen Determination an die geeignete Stelle; diese Phase muß im Sinne der Rouxschen Entwicklungsauffassung gleichzeitig mit der vorhergehenden, also mit der Implikation verlaufen. Die Implikation mußte derart verlaufen, daß bei der Entwicklung die richtige Wirkung sich ergebe.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften müssen wir diese Erscheinung durch einige Beispiele der verschiedenen Gruppen dieser Charaktere illustrieren. Ich kann hier bloß die allerwichtigsten Beispiele anführen, und zwar von erworbenen Charakteren, bei deren Erwerb auch das Keimplasma mitbeeinflußt wurde, wie auch der echt somatogener Eigenschaften. In dem neuen Buche von Semon (153) findet sich eine erschöpfende Zusammenstellung von verschiedensten Erscheinungen der Vererbung erworbener Eigenschaften. Indem ich auf dieses Buch hinweise, und zwar mit der Bemerkung, daß der genannte Autor Anhänger der Lehre ist, daß sich die erworbenen Charaktere im breitesten Umfange vererben, möchte ich hier bloß einige der wichtigsten Beispiele aus diesem Gebiete anführen.

a) Direkte Beeinflussung des Keimplasmas bei Alkoholintoxikation des Organismus.

Sehr schöne und überzeugende Beweise für eine Beeinflussung des Keimplasmas durch äußere chemische Faktoren haben die neuen Versuche über den Einfluß des Alkohols auf die Geschlechtselemente und sich entwickelnde Embryonen der Meerschweinchen ergeben, von denen für unser Problem selbstverständlich nur der erste Teil von Bedeutung ist. Ch. Stockard (165—167) hat nämlich schon in seinen früheren Arbeiten rationelle Untersuchungen über Degenerationserscheinungen durchgeführt, welche der Alkoholismus bei den Tieren herbeiführt. In einer neuen Arbeit, die Ch. Stockard und D. M. Craig (168) veröffentlicht haben, haben sie sich die Frage gestellt, in welcher Weise die Nachkommenschaft der alkoholischen Eltern alteriert wird. Zu diesem Behufe wurden die männlichen und weiblichen Meerschweinchen mittels einer Inhalationsmethode behandelt, bis sie Zeichen von Intoxikation aufwiesen. Sie wurden dabei aber nie völlig betrunken gemacht. Die Intoxikation wurde künstlich einmal in 6 Tagen durch einstündige Inhalation der Tiere wiederholt, was ungefähr $1^1/_2$ Jahre

fortgesetzt wurde. Auf diese Weise wurden die Tiere in den Zustand des chronischen Alkoholismus versetzt.

Die alkoholische Intoxikation wurde entweder bei dem Vater, oder bei der Mutter, oder bei beiden Eltern hervorgerufen und sodann die Nachkommenschaft solcher Eltern untersucht. Wie wichtig auch die Experimente sind, bei denen die weiblichen Individuen mit Alkohol behandelt wurden, so haben sie hier für uns keine Bedeutung, da selbstverständlich dadurch nicht nur das Keimplasma (die Eier) beeinträchtigt werden, sondern die Intoxikation durch die placentare Verbindung des Foetus mit der Mutter auch die Entwicklung des Keimes alterieren konnte. Prinzipiell wichtig jedoch sind die Ergebnisse der Versuchsserie, in welcher Stockard und Craig die Paarung des alkoholisierten Männchens mit einem gesunden Weibchen durchführten. Der Einfluß der Intoxikation konnte hier selbstverständlich nur das Spermatozoon affizieren und nur durch Vermittelung des Samenfadens auf den sich entwickelnden Embryo übergehen. Aus 24 Paarungen dieser Kombination haben 14 überhaupt keine Nachkommenschaft oder sehr frühzeitige Aborte ergeben. Fünf totgeborene Sätze enthielten alles in allem 8 Individuen, und 5 lebende Sätze ergaben 12 Junge. Sieben von diesen starben bald nach der Geburt, und nur fünf sind am Leben geblieben.

Die Ergebnisse dieser Versuche lehren, daß die Intoxikation des ganzen Organismus auch das Keimplasma mitbeeinflußt; wir sehen, daß die Spermatozoen hier entweder so stark beeinträchtigt sein mußten, daß sie überhaupt ihre befruchtende Funktion eingebüßt haben, oder aber abgeschwächte resp. lebensunfähige Embryonen ergaben.

b) Veränderung des Farbenkleides als erworbene Eigenschaft.

Die ältesten Experimente, welche den Ausgangspunkt zu zahlreichen Versuchen an verschiedenstem Material gebildet haben und das Substrat zu vieljähriger Diskussion in der Literatur lieferten, sind die Experimente an Schmetterlingen, welche von Standfuss (162, 163), E. Fischer (48—50), Schröder (155), Linden (105) u. a. durchgeführt wurden. Die genannten Autoren haben festgestellt, daß bei den Schmetterlingen *Vanessa urticae, Arctia caja*, *Abraxas grossularia* durch Temperaturveränderung, welche auf die Puppen dieser Tiere einwirkt, gewisse Aberrationen, besonders in der Verfärbung der Schmetterlingsflügel, eintreten, welche sich auch auf die nächsten Generationen vererben. Man setzte bei den in Rede stehenden Experimenten entweder die Puppen einer stark erniedrigten resp. stark erhöhten Temperatur nur kurze Zeit hindurch aus, oder veränderte in anderen Versuchsserien die Temperatur nicht so stark, verlängerte hingegen beträchtlich die Expositionsdauer.

Diese Versuchsresultate beweisen selbstverständlich, daß die äußere Welt eine gewisse Umgestaltung in der Struktur des Organismus hervorrufen kann, welche auch in der nächsten Generation zum Vorschein kommt. Es ist dabei jedoch ganz mit Recht von Weismann, Roux (142) u. a. hervorgehoben worden, daß dieser Reiz nicht nur die somatischen Elemente, sondern auch die generativen, und zwar in der Periode ihrer Ausbildung angegriffen hat und in ihnen gewisse Veränderungen veranlassen konnte. Wir haben hier also mit

blastogenen Eigenschaften zu tun (vgl. Roux, 142, p. 127), mit anderen Worten, es wurden hier künstlich durch Veränderungen im Keimplasma neue angeborene erbliche Veränderungen zur Entfaltung gebracht.

In dieselbe Kategorie können die Experimente von Pictet (132b—135) eingerechnet werden, welcher durch Veränderung der Nahrung bei Raupenkultur die Aberrationen der Zeichnung und Größe bei Schmetterlingen veranlaßt hat. Er konnte feststellen, daß gewisse Stoffe als Nahrungsmittel das Puppenstadium verkürzen; die Schmetterlinge, welche daraus hervorgehen, sind kleiner und ihre Flügelzeichnung ist nicht gut ausgeprägt. Andere Stoffe wirken entgegengesetzt. Die Nachkommenschaft hat gewisse künstlich bei den Eltern veranlaßte Veränderungen trotz der normalen Ernährung beibehalten.

Hier ist ebenfalls die Möglichkeit absolut nicht ausgeschlossen, daß, ebenso wie andere Gewebe, auch die Fortpflanzungselemente durch Nahrungsveränderung beeinflußt werden, daß also dadurch parallel zu dem Neuerwerb früher nicht vorhandener Merkmale auch im Keimplasma gewisse Modifikationen eintreten.

Reich an Resultaten sind die an anderen Insekten durchgeführten und berühmt gewordenen Experimente von Tower (174), welcher an Blattkäfern, *Leptinotarsa,* experimentierte. Diese Species zeichnet sich dadurch aus, daß die Geschlechtsreife erst dann eintritt, wenn die Imago ihre definitive Färbung angenommen hat. Durch den Einfluß der geänderten Temperatur, Feuchtigkeit und des atmosphärischen Druckes konnten gewisse Aberrationen in der Farbe der Käfer herbeigeführt werden. Wenn diese transmutierenden Einflüsse während der Reifungsperiode auf das Tier einwirken, so kann dadurch das Keimplasma angegriffen werden, auch wenn sich seine Wirkung auf den somatischen Teil des Elternorganismus nicht kenntlich machte. Die nächste Generation der Tiere, möge sie auch ohne Fortdauer der transmutierenden Faktoren gezüchtet werden, wird die vom Keimplasma aufgenommenen Aberrationen aufweisen. Wirken dagegen die transmutierenden Momente während der sich vollziehenden Reifeperiode der Geschlechtszellen nicht, so können sie zwar auch somatische Färbungsmerkmale bei der gegebenen Generation umändern, die Aberration kann jedoch auf das Keimplasma nicht übertragen werden: die nächste Generation wird nie die geänderten Charaktere erben.

Nun ist Tower (174) und eine Anzahl der Autoren, welche sich über seine Versuche geäußert haben, der Ansicht, daß hier ein unbestreitbarer Beweis vorliegt, daß die erworbenen Eigenschaften nur in dem Falle sich vererben, wenn gleichzeitig durch denselben Reiz das Keimplasma in seiner sensiblen Periode direkt beeinflußt wird.

Gegen die oben angegebene Interpretation der Towerschen Versuchsresultate hat in neuerer Zeit Semon (153) eingewendet, daß zum Zustandekommen der erblichen Uebertragung nicht nur die Sensibilität der Keimzellen nötig ist, sondern auch in der sensiblen Periode der Keimzellen von seiten der betreffenden somatischen Bildung resp. Modifikation ein Reiz ausgehen muß, welcher die Keimzellen angreift. Nun glaubt Semon, daß, wenn Tower durch Einwirkung äußerer Faktoren vor der sensiblen Periode der Keimzellen somatische Modifikationen der Eltern erhalten hat, die sich nicht vererben konnten, dieses Nichtvererben dadurch zu erklären ist,

daß von den somatischen, allerdings in dieser Periode vorhandenen Modifikationen kein Reiz ausgehen konnte. Diese Modifikationen bestehen nämlich in den Pigmentveränderungen in der Cuticula, die zu jener Zeit ganz starr ist.

Eine solche Starrheit der Cuticula ist nach Semon auch der Grund, warum bei Tieren, welche dem Einfluß äußerer Faktoren spät ausgesetzt worden sind, nur die Nachkommenschaft beeinflußt wird, obschon die Tiere selbst sich nicht beeinflussen lassen.

Wenn man diese Argumente überlegt, so erscheint mir ein Punkt in diesem Gedankengang bedenklich: wir wissen nämlich absolut nichts über die Wanderung dieser Reizarten im Organismus. Es ist demnach schwer, sich darüber entschieden auszusprechen, ob die Reize wirklich von einer so beschaffenen Cuticula ausgehen können oder nicht. Allerdings ist die Argumentation von Semon beachtenswert.

Aber auch dann, wenn wir uns den Semonschen Erörterungen anschließen, läßt sich eine von Tower festgestellte Tatsache vollständig aufrecht erhalten, nämlich, daß die äußeren Reize nicht nur das Keimplasma direkt zu beeinflussen vermögen, sondern, daß es in der ontogenetischen Entwicklung der Keimzellen eine Periode besonderer Sensibilität gibt, in welcher die Erregungswirkung am effektivsten ist.

Von allen an Wirbeltieren ausgeführten Versuchen haben sich die von Kammerer vorgenommenen Experimente vielleicht den größten Ruf erworben. Eine Reihe von diesbezüglichen Experimenten hat Kammerer (101) an *Proteus anguineus* ausgeführt. Lebt dieses Tier im Finstern, so ist es nahezu pigmentlos und erscheint, weil die Haut reich mit Blutgefäßen durchsetzt ist, fleischfarben. Bei hungernden Tieren findet man in der Haut ein rötliches und gelbes Pigment, doch genügt schon eine minimale und sogar kurz dauernde Lichtexposition, um die dunklen Pigmente entstehen zu lassen. Hinsichtlich der quantitativen Verhältnisse der Pigmentbildung hat Kammerer festgestellt, daß die Pigmentmenge mit der Belichtungsdauer und der Intensität in dem Grade der Dunkelfärbung wächst, mit dem Alter der Versuchstiere hingegen abnimmt: je älter also die Alme, desto langsamer und unvollständiger bilden sie Pigment. Die Bildung des Pigmentes ohne Belichtung kann durch andere Faktoren nicht ausgelöst werden. Im Lichte aber wirkt gute Ernährung und erhöhte Temperatur auf die Pigmentbildung beschleunigend.

Der Pigmentierungsprozeß zeigt reversible Eigenschaften: gefärbte Tiere lassen sich durch Rückversetzung in Dunkelheit entfärben, depigmentierte neuerdings färben.

Besonders wichtig ist aber dabei das von Kammerer bei der Fortpflanzung solcher künstlich geänderten Tiere erhaltene Resultat: Wenn nämlich die Tiere entsprechend lange der Lichteinwirkung ausgesetzt wurden (2 Jahre und 7 Monate, 4 Jahre 7 Monate) und infolgedessen dunkle Farbe angenommen hatten, so brachten sie zumeist ebenfalls dunkelfarbige Nachkommenschaft hervor, ob sich nun diese aus Eiern entwickelte oder lebendig zur Welt gebracht wurde. Es liegt hier die Annahme nahe, daß dieses Resultat als Beweis für eine Vererbung erworbener Eigenschaft aufgefaßt werden kann. Jedoch eine gründliche Ueberlegung hat Kammerer selbst auf die Vermutung gebracht, daß unter dem Einfluß der Belichtung nicht nur in der Haut, sondern auch in den Keimzellen Pigment entstanden und sodann

bei der Embryogenese verwendet worden sein kann. Die nähere Untersuchung ergab jedoch, „daß das Licht im Almkörper zwar fast überallhin durchdringen kann, trotzdem aber an den inneren Organen, im Gegensatz zum äußeren Integument, keinerlei Pigmentbelag hervorgebracht hat“. . . .

Trotzdem hebt KAMMERER (101) mit lobenswerter Vorsicht hervor, daß diesen Experimenten keine entscheidende Beweiskraft für eine Vererbung erworbener Eigenschaften innewohnt, da es nicht ausgeschlossen ist, daß das Licht „in den Gonaden ein Ferment hervorbringen oder aktivieren kann, etwa eine Tyrosinase, welche dann ihrerseits bei dem sich entwickelnden Organismus Pigment erzeugt“.

Wir gehen jetzt zu einer der wichtigsten Arbeiten von P. KAMMERER über. Es handelt sich hier um Vererbung der erzwungenen Farbveränderungen des Feuersalamanders[1]). KAMMERER (102) beschreibt zuerst das normale Farbkleid von *Salamandra maculosa* und dessen Ontogenese. Zwei Hauptarten von Pigment sind in der Haut des erwachsenen Feuersalamanders zu finden: 1) das schwarze Pigment (Melanin) tritt bei gesunden Exemplaren als Grundfarbe auf, 2) das gelbe Pigment, welches in mehreren Schattierungen als Chrom-, Orange-, Stroh-, Schwefelgelb in Form von Punkten, Streifen, Flecken usw. auftritt. Neben diesen zwei Hauptarten treten bei manchen Exemplaren noch zwei Farbstoffe auf, ein rotes und ein gelblichweißes Pigment.

Bezüglich der Ontogenese des Farbkleides hat KAMMERER nachgewiesen, daß beide Hauptfarben, Schwarz und Gelb, bereits bei älteren Larven vorhanden sind, in denen ansehnliche Chromatophorenbewegungen vorkommen.

Die Intensität der Entwicklung des schwarzen oder des gelben Pigmentes hängt nach den Untersuchungen von KAMMERER viel von der Farbe der Unterlage ab, auf welcher die Tiere gezüchtet werden. Die Exponierung auf gelbem Boden oder gelber Unterlage hat eine rasche Vermehrung der gelben Chromatophoren und die Ausdehnung der gelben Flecken zur Folge. Auf schwarzem Boden resp. schwarzer Unterlage werden in ähnlicher Weise die schwarzen Chromatophoren beeinflußt, während sich die gelben Chromatophoren kontrahieren. Der Einfluß verschiedener Farben der Unterlage läßt sich durch Zuresp. Abnahme der gelben Flecken am Tierkörper leicht makroskopisch erkennen. Fig. 288 stellt die Zunahme der gelben Farbe eines auf Lehmerde gezüchteten Salamanders dar. Fig. 289 zeigt, wie die schwarze Farbe bei Züchtung auf schwarzem Boden zunimmt. Auf weißem Boden bleiben Grundfarbe und Zeichnung in Form und Flächenraum konstant, nur geht das Gelbe teilweise in Gelblichweiß über.

Nasse oder trockene Umgebung, verschiedene Erdsorten verändern bis zu einem gewissen Grade Zeichnung resp. Farbennuancen der Haut. Hunger resp. knappe Ernährung vermag die Entwicklung des gelben Pigmentes zu hemmen. In der Haut stattfindende Regenerationsprozesse, wie auch erhöhte Temperatur beschleunigen die farbverändernde Wirkung der äußeren Faktoren.

---

1) Diese Arbeit enthält auch eine ganze Reihe von anderen biologisch sehr wichtigen Tatsachen aus anderen Gebieten; darauf kann ich hier leider nicht eingehen.



Fig. 288 a.



Fig. 288 b.



Fig. 288 c.



Fig. 288 d.

Fig. 288 a—d. *Salamandra mac. typ.* **Aufeinander folgende Stadien der Zunahme der gelben Farbe bei dem auf gelber Lehmerde gezüchteten Tier der P-Generation. Nach Kammerer.**

Nach Feststellung dieser Tatsachen ging Kammerer daran, Fortpflanzungsversuche anzustellen und fand, daß sowohl diejenigen Farbenveränderungen, welche durch veränderte Bodenfarben, als diejenigen, welche als Folgen der Feuchtigkeitsveränderungen auftraten, sich auf die Nachkommenschaft vererben. Werden die Nachkommen der künstlich veränderten Salamander von neuem der Wirkung derselben Faktoren ausgesetzt, welche auf die Eltern eingewirkt haben, so werden die künstlich bei Eltern erzwungenen Farbenmodifikationen in der zweiten Generation noch verstärkt (Fig. 290); und umgekehrt



Fig. 289 a.



Fig. 289 b.

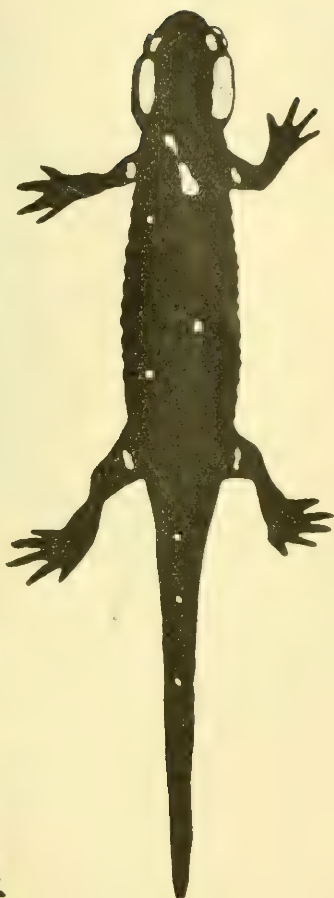


Fig. 289 c.



Fig. 289 d.

Fig. 289 a—d. *Salamandra mac. typ.* Aufeinanderfolgende Stadien der Zunahme der schwarzen Farbe bei dem auf schwarzer Erde gezüchteten Salamander der P-Generation. Nach KAMMERER.

erfolgt eine Abschwächung der vererbten von den Eltern erworbenen Eigenschaft, wenn die Nachkommen in unwirksame oder entgegengesetzt wirksame Umgebung versetzt werden (Fig. 291). Wird auch die Enkelgeneration weiter unter den nämlichen Bedingungen, also z. B. auf gelbem Boden gezüchtet, so ist ein weiterer Fortschritt in dieser



Fig. 290.



Fig. 291.

Fig. 290. Nachkomme des in Fig. 288 abgebildeten Tieres auf gelber Erde weitergezogen (erwachsen). Symmetrische Aufteilung der Zeichnung macht es zur Varietas *taeniata*. Nach Kammerer (102).

Fig. 291. Nachkomme des auf Fig. 288 abgebildeten Tieres auf schwarze Erde übertragen. Nach Kammerer (102).

Richtung, eine noch größere Intensität der erworbenen Eigenschaft unverkennbar: die Tiere dieser Generation besitzen nicht mehr eigentliche Fleckenreihen, sondern bereits wenig unterbrochene Längsbinden zu beiden Seiten des Rückens, die bald zu gänzlich ununterbrochenen verschmelzen.

Es wäre vielleicht schon eine Uebertreibung, wenn wir auch in diesen Experimenten die sogenannte parallele Induktion auf das Keim-

plasma annehmen wollten. Nach meiner Beurteilung handelt es sich hier lediglich um indirekte Beeinflussung der Keimzellen, d. h. um somatogene Beeinflussung. Theoretisch wäre gewiß recht wahrscheinlich, daß die Einwirkung der oben aufgezählten Faktoren nur die Bedeutung eines aktivierenden Momentes für nicht-manifeste Anlagen hat. Der Feuersalamander muß als Phänotypus aufgefaßt werden und man könnte einwenden, daß hier das Auftauchen reiner Linie durch Einwirkung äußerer Faktoren ausgelöst wurde. Dieser Einwand kann nicht ganz abgelehnt werden, da man mit wirklich reinen Linien nicht arbeiten konnte; immerhin glaubt aber KAMMERER aus besonderen Kontrollversuchen schließen zu können, daß wirklich eine neuerworbene Eigenschaft gewonnen wurde.

Das bedeutsamste Resultat erzielte aber der Verfasser, wie es mir scheint, durch seine Versuche mit Transplantation der Gonaden der Salamander, da diese Versuchsserie meiner Ansicht nach zum ersten Male wirklich die somatische Induktion definitiv beweist. Die Methode ist hier nicht neu. Schon im Jahre 1900 (146, 147) hat W. SCHULTZ nachgewiesen, daß aus ihrem natürlichen Zusammenhange gerissene Keimorgane höherer Tiere nach Verpflanzung auf das andere Geschlecht auch wachsen und Keimzellen produzieren können. Später versuchte derselbe Autor (148) die Eierstöcke auf Tiere zu verpflanzen, die sich durch andere Eigenschaften auszeichnen, ohne indessen in diesen Arbeiten, in denen die Methode bereits angedeutet wurde, positive Resultate zu erzielen. MAGNUS (113) hat Ovarien von einem weißen albinotischen Kaninchen in ein schwarzes Tier, dem die eigenen Eierstöcke exstirpiert worden waren, transplantiert. Das operierte schwarze Tier mit dem Eierstock eines weißen wurde mit einem weißen Kaninchen begattet und gebar zwei junge, ein albines und ein schwarzes. Dieses Experiment ist aber nicht rein, da man keine Evidenz hat, ob das gebärende Tier selbst nicht heterozygotisch war.

Die Experimente von GUTHRIE (61), welcher mit derselben Transplantation an Hühnern arbeitete, schienen zu beweisen, daß das Soma des Individuums mit fremden Gonaden seine Eigenschaften dem implantierten Keimplasma zu induzieren vermag. Indessen konnte DAVENPORT (39) diese Experimente bei späterer Wiederholung und gründlicher Nachuntersuchung nicht bestätigen.

Die Experimente von CASTLE und PHILIPS (19), welche auf Transplantation der Ovarien von einem ganz schwarzen Meerschweinchen auf ein Albinomeerschweinchen beruhen, wie auch die Verpflanzungsversuche mit noch anderen verschiedenen Meerschweinchenrassen ergaben in bezug auf die somatische Induktion vollständig negative Resultate, es schien, daß keine Beeinflussung der vererbbaren Eigenschaften durch die Verpflanzungsträger stattfindet.

Sehr beachtenswert sind die von KAMMERER an seinem Material vorgenommenen Versuche mit Gonadentransplantation. Zu Ovarientransplantationen wurden folgende Weibchenkategorien verwendet: 1) unregelmäßig gefleckte (forma *typica*) mit Bevorzugung wenig gefleckter und Ausschluß sehr reichlich gefleckter; 2) regelmäßig gestreifte (var. *taeniata*) mit Bevorzugung reich gelber und Ausschluß solcher, deren Längsbinden nicht vollkommen ununterbrochen verlaufen (die gestreifte Naturrasse); 3) regelmäßig gestreifte, deren Eltern noch reich, aber unregelmäßig gefleckt waren, also der forma *typica* ange-

hörten und die ihren Zeichnungsreichtum der induktiven Wirkung gelben Untergrundes verdankten (die gestreifte Kunstrasse).

Der Experimentator hat größte Sorge getragen, bei dem Befruchtungsprozeß Versuchsfehler zu vermeiden. Es ist noch zu bemerken, daß aus technischen Gründen Hodenverpflanzungen undurchführbar waren. Die Kontrollversuche ergaben, daß bei reiner Zucht z. B. der var. *taeniata* nie anders als zur *taeniata* gehörende Individuen erzeugt werden.

Ein Teil von diesen Versuchen verlief in bezug auf die somatische Induktion in ähnlicher Weise negativ wie die oben besprochenen Versuche von Castle und Philips, aber ein anderer, beträchtlicher Teil lieferte doch ganz positive Ergebnisse. Ich möchte es bloß durch ein Beispiel illustrieren: „Ein künstlich gezüchtetes, gestreiftes Weibchen mit Eierstock eines gefleckten, befruchtet von geflecktem Männchen, ergab 25 Nachkommen, wovon 14 mit zwei in ihrer Symmetrie etwas gestörten Fleckenreihen, 11 ganz unregelmäßig gefleckt; bei späterem Wurfe aus dem Spermavorrat derselben Begattung 31 Nachkommen, wovon 22 mit ziemlich regelmäßiger Fleckendoppelreihe, 9 unregelmäßig gefleckt."

Bei Besprechung dieser und ähnlicher Versuchsresultate hebt Kammerer hervor: „In diesen Geburten kann die Nachkommenfarbe nirgendswoher so ausgefallen sein, als durch einen Einfluß des abweichend gefärbten Körpers der Tragamme auf das ihr eingesetzte Keimplasma."

Ich stimme hier Kammerer bei, daß durch diese Versuchsresultate die Möglichkeit somatischer Beeinflussung des Keimplasmas nachgewiesen wurde und es handelt sich bloß um Entscheidung, ob wirklich neue Merkmale dadurch erreicht worden sind. Leider haben wir es hier mit Phänotypen zu tun, so daß man eigentlich nicht von Einfügung neuer Zonen oder von Beseitigung früher vorhandener sprechen darf, sondern vielleicht nur von der Aktivierung gewisser inaktiver Zonen.

Will man aber auch die Versuche von Kammerer mit größter Vorsicht deuten, so geht doch aus ihnen hervor, daß das Keimplasma von seiten des Somas beeinflußt werden kann, und zwar wenigstens in der Richtung, daß die inaktiven Gene reaktiviert werden können. Mir scheint, daß wir in Beurteilung solcher Versuche zu skrupulös sind und daß sehr viele Autoren die Meinung vertreten, daß die Annahme der somatischen Induktion ein biologisches Unglück bedeutet. So weit möchte ich nicht gehen. Aber auch in diesem Fall könnte die vollständige Unabhängigkeit des Keimplasmas vom Soma nicht mehr aufrecht erhalten werden.

c) Vererbungsversuche über Modifikation des Fortpflanzungstypus.

Kammerer (98) verdanken wir auch eine Serie von Experimenten, welche an verschiedenen Amphibien ausgeführt wurde, und durch welche er den Nachweis lieferte, daß sich bei dieser Tiergruppe der Fortpflanzungstypus künstlich verändern läßt. Die erste Gruppe dieser Versuche bezieht sich auf *Salamandra maculosa* und *atra*. Das erste Tier ist bekanntlich im Freien und unter normalen Bedingungen in Gefangenschaft entweder vivipar und gebiert dann ins Wasser eine Anzahl 23—30 mm langer, vierbeiniger, kurzkiemiger Larven, oder

es ist ovovivipar und legt dann gleichfalls ins Wasser eine gleich große Anzahl von Eiern, aus denen sofort, oder wenige Minuten nach der Ablage, 23—25 mm lange Larven ausschlüpfen. KAMMERER ist es gelungen, unter dem Einfluß mechanischer, thermischer und psychischer Agentien die Oviparität hervorzurufen. *Salamandra atra* ist vivipar und gebiert eine ebenfalls konstante Anzahl von Vollsalamandern. Unter den bereits bei der Schilderung der Versuche an *Salamandra maculosa* erwähnten Bedingungen kann *Salamandra atra* veranlaßt werden, nicht Vollsalamander, sondern Larven zu gebären. Die Versuche von KAMMERER beweisen, daß diese künstlich veränderte Fortpflanzungsweise hereditär ist. Zwar hat SEMON diese Versuchsresultate als Beweis gegen die WEISMANNsche Ansicht ins Feld geführt. Doch ist dazu zu bemerken — und das betont ausdrücklich KAMMERER selbst — „daß eine Eventualität einer direkten Beeinflussung des Keimplasmas“ in den von ihm ermittelten Fällen bestehen bleibt.

Dasselbe gilt auch von den vor kurzem veröffentlichten Versuchsresultaten, in denen KAMMERER künstlich die Fortpflanzungsverhältnisse und die Art der Brutpflege bei *Alytes obstetricans* veränderte und diese Abänderungen in den nächsten Generationen verfolgen konnte, ohne daß die betreffenden Faktoren hier wieder einzugreifen brauchten. Es gelang KAMMERER, folgende Eigenschaften bei dem Frosch *Alytes obstetricans* künstlich abzuändern: Größe der gezeugten Eier, Termin des Ausschlüpfens aus den Eihüllen, Verlängerung der Periode des Larvenzustandes resp. Verspätung der Metamorphose,

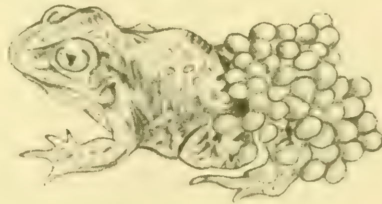


Fig. 292. *Alytes obstetricans* ♂. Männchen aus zweiter Gefangenschaftsgeneration der Normalkultur, befruchtet und aufgeladen. Nach KAMMERER (98).

Beschleunigung der Geschlechtsreife und endlich Verhinderung der Brutpflege (unter normalen Verhältnissen werden die aus der weiblichen Kloake vom Männchen herausgezogenen Eier um die Hinterschenkel des Männchens gewickelt [Fig. 292]). Diese Resultate wurden hauptsächlich durch Veränderung der Temperatur und Feuchtigkeit erzielt. Ein ansehnlicher Teil der neuerworbenen Charaktere konnte in der nächsten Generation auch ohne Fortwirkung der Versuchsbedingungen auftreten.

Eine genauere Analyse dieser Versuchsergebnisse führte jedoch KAMMERER zu dem Ergebnis, daß man hier eine direkte Mitbeeinflussung der Keimzellen absolut nicht ausschließen kann. Das ergibt sich in ganz klarer Weise aus der Erwägung derjenigen Versuchsresultate KAMMERERS, welche die künstlich hervorgerufene Neotenie betreffen. Unter Neotenie (vgl. p. 523 u. 524) versteht man bekanntlich die Eigentümlichkeit gewisser Tierformen, ihren larvalen Charakter bedeutend länger zu behalten resp. ihre Metamorphose zu verzögern. Entwickeln sich bei verlängertem larvalen Zustande des Tieres seine Geschlechtsdrüsen nicht bis zur Zeugungsfähigkeit, so

spricht man von partieller Neotenie. Wenn dagegen die Metamorphose verzögert wird und das larval gestaltete Tier geschlechtsreif und zeugungsfähig wird, so heißt diese Erscheinung totale Neotenie. Ich habe oben bemerkt, daß es Kammerer gelang, die Neotenie bei *Alytes* künstlich hervorzurufen. Es waren das jedoch mit einer einzigen Ausnahme Fälle partieller Neotenie. „Zahlreiche, durch welchen Faktor immer an der rechtzeitigen Metamorphose gehinderte *Alytes*-Larven zeugen nach ihrer verspäteten Verwandlung in die Vollkröte untereinander eine Nachkommenschaft, die niemals auch nur eine Spur abnorm langer Postembryonalentwicklung aufweist; eine einzige *Alytes*-Larve hingegen, welche nicht partiell, sondern total neotenisch war, d. h. sich nicht schon vor, sondern erst nach Erlangung der Geschlechtsreife verwandelte, diese *Alytes*-Larve zeugt vor ihrer verspäteten Verwandlung mit einem nicht neotenischen Tiere eine Nachkommenschaft, die samt und sonders zu Riesenlarven ohne rechtzeitigen Verwandlungstrieb heranwächst."

Es erscheint demnach nicht ausgeschlossen, daß die Uebertragung dieser künstlich veranlaßten Modifikation des Fortpflanzungstypus auf die Nachkommenschaft im Zusammenhang mit Beeinflussung des Keimplasmas steht. Wenn aber gesagt wird, daß es „nicht ausgeschlossen ist", daß das Keimplasma mitbeeinflußt wird, so muß man beachten, daß wir nur hervorheben wollen, daß das ganze Problem der somatogenen Vererbung durch dieses Experiment noch nicht positiv festgestellt ist. Es läßt sich aber aus diesen Versuchen nicht schließen, daß hier sicher das Keimplasma direkt beeinflußt wurde.

d) Die Folgen von Verletzungen als erworbene Eigenschaften.

Die Untersuchung der unmittelbaren und der später erscheinenden Folgen von Verletzungen gehört in bezug auf ihre Vererbbarkeit zu derjenigen Versuchskategorie, welche am leichtesten durchführbar erschien, und deshalb gründen sich auf dieser Versuchsgruppe zahlreiche Argumentationen, durch welche man das Problem der Heredität zu entscheiden versuchte.

Die ältesten diesbezüglichen Versuche beruhten auf Verstümmelungen, welche besonders an höheren Tieren, an Mäusen, Ratten, Schafen, Hunden usw., eventuell an ganzen Reihen von Generationen durchgeführt wurden, da man sehen wollte, ob die hier künstlich hervorgerufenen Defekte in späteren Generationen spontan auftreten werden. Die Resultate waren stets negativ und man wollte bekanntlich daraus den Schluß ziehen, daß sich die auf dem Wege der mechanischen Verletzungen erworbenen Eigenschaften nicht vererben.

Aber diese Methode des Experimentierens ist absolut nicht rationell. Semon (153, p. 51) hat vollkommen recht, wenn er behauptet, daß für unser Problem einzig und allein bedeutsam ist, „ob sich unter günstigen Umständen eine Vererbung von bei der Elterngeneration erfolgten und bereits bei ihr durch bestimmte Reaktionen oder eine Aenderung ihrer Reaktionsfähigkeit manifestierten Reiz- bzw. Erregungswirkungen nachweisen läßt. Ist nun aber ein traumatischer Defekt oder eine traumatische Deformation eine Reaktion auf einen Reiz? Selbstverständlich ist er das nicht. Eine Reaktion ist die aktive Antwort des Organismus auf den Eingriff; ein traumatischer Defekt aber ist eine Folge des Eingriffes, bei der sich der Organismus, soweit es sich z. B. um das daraus resultierende Fehlen dieses Gliedes

handelt, durchaus passiv verhält. Ein traumatischer Defekt bedingt zwar eine Veränderung des Organismus, aber dies ist keine reaktive Veränderung, die bei einer in die Tiefe gehenden Auffassung unseres Problems allein in Frage kommt."

Ich glaube, daß die hier zitierten Worte von SEMON am besten charakterisieren, warum die Experimente mit künstlicher Hervorrufung der Verstümmelungen ohne größere Bedeutung für unser Problem geblieben sind. Anders liegt die Sache aber mit den Reaktionen auf gewisse mechanische Verletzungen, welche im Organismus als reaktive Antwort auf Verletzung entstehen.

Zu dieser Kategorie der Erscheinungen könnten die Resultate der BROWN-SÉCQUARDschen (14, 15) Versuche gerechnet werden, welche mit Meerschweinchen angestellt wurden. Durch Verletzungen an somatischen Geweben, Durchschneidung des N. ischiadicus, des Halssympathicus, durch Entfernung der Cervicalganglien, Verletzung des Corpus restiforme usw. hat der genannte Forscher gewisse, oft tiefgreifende Veränderungen besonders in dem physiologischen Zustand der Tiere hervorgerufen. Epilepsie, teilweiser Schluß der Augenlider, Exophthalmie, Hämatome, trockene Gangrän der Ohren und verschiedene krankhafte Zustände der Haut und der Haare waren durch diese Operationseingriffe hervorgerufen. Diese künstlich veranlaßten Veränderungen können sich von den Eltern auf die Nachkommenschaft vererben; es tritt also z. B. in der Tochtergeneration die Epilepsie auf, ohne daß die Tiere dieser Generation operiert worden wären. Die hereditäre Uebertragung anderer Veränderungen wurde von dem französischen Physiologen ebenfalls nachgewiesen.

Die Versuchsresultate von BROWN-SÉCQUARD wurden von den Biologen und Pathologen mehrfach nachgeprüft und besprochen. Ich verweise hier auf das Sammelreferat von E. HÄHNLE (66), welcher die betreffende Literatur bespricht. Hier möchte ich mich nur auf die Bemerkung beschränken, daß manche Autoren, wie WEISMANN, diesen Versuchsresultaten eine ganz andere, meiner Ansicht nach unwahrscheinliche, Deutung geben wollen, während andere Forscher auf Grund der negativen Resultate ihrer Nachprüfungsversuche die Befunde von BROWN-SÉCQUARD einfach in Abrede stellen. Es fehlt aber auch nicht an Versuchen, die die BROWN-SÉCQUARDschen Resultate bezüglich der Vererbung von Epilepsie bestätigen. So glaubt OBERSTEINER, daß unter geeigneten Verhältnissen auch erworbene pathologische Zustände auf die Tochtergeneration übertragen werden können.

Neuerlich wurden von MACIESZA und WRZOSEK (110—112) die BROWN-SÉCQUARDschen Versuche über Epilepsievererbung nachgeprüft; das Resultat war insofern ein negatives, als die Autoren typische Epilepsieanfälle bei den Nachkommen der operierten Eltern nicht beobachteten, sondern nur pseudoepileptische Anfälle, die man vielleicht als Epilepsie mit Nachlassen der Intensität betrachten könnte. Es muß aber bemerkt werden, daß bei den nicht operierten Kontrolltieren gelegentlich, und zwar ziemlich oft, auch solche Anfälle auftraten. WRZOSEK und MACIESZA haben aber insofern positive Resultate erhalten, daß sie eine gewisse Steigerung der Disposition für Epilepsie bei den Nachkommen der operierten Tiere feststellen. Die Epilepsie trat eventuell früher auf und war leichter hervorzurufen als bei Nachkommen nicht operierter Tiere.

Allerdings ist hier aber zu diesen letzterwähnten Versuchen zu bemerken, daß selbstverständlich nicht mit reinen Linien gearbeitet werden konnte; da auch bei normalen Tieren diese physiologische Eigenschaft bei vielen Exemplaren konstatiert wurde, so ist auch in anbetracht der Kontrollversuche anzunehmen, daß es sich hier nicht um eine neue, durch die Operation erworbene Eigenschaft handelt, sondern daß der Operation bloß die Bedeutung der Auslösung einer dem Phänotypus inhärenten Eigenschaft zukommt.

Ich verzichte auf die Aufzählung der langen Reihe von Experimenten, welche von verschiedenen Autoren angestellt wurden, jedoch stets negative Resultate ergaben, und ich möchte hier nur kurz über die Resultate von Kammerer berichten, welche bisher in einer größeren Publikation noch nicht veröffentlicht wurden. Jahrelang hat Kammerer bei vielen aufeinander folgenden Generationen der Tunicate *Ascidia intestinalis* die Siphone abgeschnitten. Als Reaktion auf diese Verstümmelung trat eine Hyperregeneration, d. i. die regenerative Herstellung eines Siphons von enormer Länge, ein. Das Wichtigste ist nun, daß die Nachkommen solcher Individuen, die nach der Operation besonders lange Siphonen ausgebildet haben, ebenfalls solche Siphonen bilden, und zwar spontan ohne Operation.

Wenn sich in weiteren Untersuchungen von Kammerer diese Erscheinung bestätigen sollte (die definitive Arbeit ist bisher nicht erschienen), so hätten wir hier einen Fall der Vererbung eines durch mechanische Verstümmelung veranlaßten quantitativ neuen Merkmales. Wichtig wäre jedoch, zu wissen, wie sich in konstanter Variation die Längen der Siphonen bei nicht operierten Kontrolltieren verhalten.

e) Zusammenfassung der Bemerkungen über Vererbung erworbener Eigenschaften.

Ueberblickt man die in der bisherigen Literatur angegebenen Fälle der Vererbung erworbener Eigenschaften und erwägt man die ihnen von verschiedenen Autoren gegebenen Deutungen, so gelangt man zu der Ueberzeugung, daß heutzutage der Streit sich eigentlich nur noch auf einen beschränkten Kreis von Erscheinungen erstreckt. Alle Autoren stimmen heute darin überein, daß die sog. blastogenen Eigenschaften vererbbar sind.

Das nehmen E. Standfuss, E. Fischer, Linden, Semon, Weismann, Roux u. a. an. Strittig bleiben dagegen weiter diejenigen Fälle, in welchen man wirklich glauben könnte, daß der transmutierende Reiz derart lokalisiert war, daß davon die Propagationselemente, resp. deren Mutterzellen nicht betroffen wurden. Manche Autoren, wie z. B. Semon, wollen die Trennung zwischen dem Keimplasma und den somatischen Elementen nicht anerkennen, resp. sind der Meinung, daß die Reize, welche die Veränderung des Somas herbeiführen, durch Vermittelung des letzteren auch das Keimplasma entsprechend modifizieren.

Unzählige tatsächlich festgestellte Fälle bestätigen, daß die äußere Welt das Keimplasma direkt beeinflussen kann. Sehr viele Experimente, welche als Beweise der Beeinflussung des Keimplasmas durch das Soma angeführt wurden, können nicht als eindeutig anerkannt werden, man kann nicht behaupten, daß sie von dem Einwand der paralle-

len Induktion frei wären. Ich möchte nicht mißverstanden werden: es wäre nämlich wenigstens übertrieben und gewiß recht riskant, mit Entschiedenheit zu behaupten, daß z. B. KAMMERERS Versuche mit der Modifikation des Fortpflanzungstypus sicher auf direkte Beeinflussung des Keimplasmas durch äußere Faktoren zurückzuführen sind; andererseits aber fehlt jede Gewähr, daß dies Moment der direkten Keimplasmabeeinflussung nicht mit im Spiele ist und daß das Soma resp. nur das Soma die Keimanlagen verändert hat.

Aber in den neuen Versuchen von KAMMERER (102), besonders in seinen oben (P. 936) besprochenen Verpflanzungsexperimenten scheint mir doch der Beweis vorzuliegen, daß auch ohne parallele Induktion die Beeinflussung des Keimplasmas durch das Soma wenigstens in bezug auf die Aktivierung nicht manifest auftretender Gene möglich ist.

Eine Bemerkung sei mir noch gestattet: Die bisherigen Versuchsresultate operieren fast alle nicht mit qualitativ neuen, sondern mit quantitativen Modifikationen. Dieser Umstand wie auch der Mangel an Versuchen mit reinen isolierten Linien werden wahrscheinlich in künftigen Forschungen ihre Berücksichtigung finden.

4. Vererbungstypen und Vererbungsregeln.

Nachdem wir im vorigen Kapitel die erblichen Merkmale, Charaktere und Eigentümlichkeiten kennen gelernt haben, können wir jetzt zur Besprechung der verschiedenen Vererbungstypen schreiten.

Wie, das heißt, mit welcher Intensität und nach welchem Typus ein morphologisches Merkmal oder eine phsysiologische Eigentümlichkeit sich auf die Nachkommenschaft vererbt, hängt in erster Linie davon ab, wie der Organismus gezeugt wurde. Sowohl die Intensität der Vererbung wie ihr Mechanismus verhält sich verschieden bei der vegetativen und bei der geschlechtlichen Fortpflanzung, deshalb werde ich die Vererbung bei diesen beiden Fortpflanzungstypen gesondert behandeln.

a) Vererbung bei der vegetativen Fortpflanzung.

Gleich in dem ersten Kapitel der Zeugungsphysiologie haben wir uns mit diesem Fortpflanzungsmodus befaßt und wissen bereits, daß die Organismen sich durch Teilung oder Knospung vermehren können. Es drängt sich die Frage auf, ob wir das Wiederauftreten der elterlichen Merkmale in den so gezeugten Deszendenten auf die Vererbungserscheinung zurückzuführen berechtigt sind. Es wurde von mancher Seite behauptet, daß das vegetativ erzeugte Individuum eigentlich keine neugeschaffene Generation darstellt, sondern nur eine Fortsetzung der Individualität des zeugenden Organismus repräsentiert. In treffender Weise hat jedoch bereits WEISMANN die Sache beurteilt. Wenn wir uns z. B. den Fortpflanzungstypus eines Trompetentierchens vergegenwärtigen, welches sich durch Teilung vegetativ fortpflanzt, so kommt man zu der Ueberzeugung, daß hier nicht nur ein Fortbestehen der bisher existierenden und ausgestalteten lebendigen Materie vorliegt, die sich etwa bloß in zwei Zellen geteilt hat, sondern daß dabei Neubildungsphänomene stattfinden, welche selbstverständlich entweder ein dem elterlichen Organismus ähnliches oder unähnliches Tier zu gestalten vermögen. Ganz mit Recht hebt also WEISMANN (183) hervor: „Wir stehen vor dem ersten Rätsel der Vererbung.“

Bei den primitivst organisierten Lebewesen, wie die Bakterien sie darstellen, finden wir bekanntlich fast immer die vegetative Vererbung. Ob man die Bakterien mit den cellulär strukturierten Organismen analogisieren soll, oder, wie neuerdings von V. Růžička (143 a) in einigen seiner Mitteilungen angegeben wurde, als Gebilde betrachten muß, welche den Kernen der Zellen entsprechen, möchte ich dahingestellt sein lassen, denn das gehört eigentlich nicht unmittelbar zu unserem Thema; obschon gegen diese Auffassung Růžičkas sich manche Bedenken erheben lassen, so stimme ich mit ihm vollkommen darin überein, daß, obschon die Fortpflanzung bei Bakterien sich auf ungeschlechtlichem Wege vollzieht, dennoch auch hier das Vererbungsproblem ungefähr in derselben Form besteht, wie bei anderen Organismen. Besonders deutlich tritt es, wie das V. Růžička hervorhebt, bei den sporenbildenden Bakterien hervor. Bekanntlich bildet sich bei gewissen Bakteriengruppen ein indifferentes Ruhestadium (die Spore) aus, welche den Ausgangspunkt für die Entwicklung der neuen Generation darstellt. „Das erwachsene Bakterium ist der Spore völlig unähnlich. Die aus der Spore hervorgegangene Generation kann entweder die Merkmale der Mutterbakterie aufweisen, oder aber von ihnen abweichen.“ Es unterliegt keinem Zweifel, daß bei den Neubildungsprozessen, welche dabei stattfinden, Vererbungsprinzipien eine sehr wichtige Rolle spielen. Bei der Fortpflanzung der Bakterien, welche bekanntlich oft sehr rasch zahlreiche aufeinander folgende Generationen produzieren, kann man sich überzeugen, daß die Uebertragung der elterlichen Merkmale auf die Deszendenten bei vegetativer Fortpflanzung der Generationen sehr genau ist, so daß nur unbedeutende Abweichungen stattfinden.

Dieselbe Erscheinung wurde bei vegetativer Fortpflanzung der Protozoen von Wallengren und Jennings in seinen Arbeiten über Protozoen konstatiert. Der erste von den genannten Autoren hat nachgewiesen, daß bei Vermehrung durch Teilung der hypotrichen Infusorien der elterliche Organismus nicht nur unter die Tochterzellen geteilt wird, sondern daß der Teilung eine vollständige Reorganisation der Teilungsderivate nachfolgt.

Jennings (88) hat bei *Paramaecium caudatum* nachgewiesen, daß dieselben Merkmale, die sich bei höher organisierten Tieren als unvererbbar erweisen, sich auch bei Protozoen nicht vererben. So hat z. B. Jennings durch schöne Experimente nachgewiesen, daß die durch Verstümmelungen mechanisch beigebrachten Defekte sich in der Regel nicht vererben. Neuentstandene, angeborene Merkmale können sich dagegen auf die Nachkommenschaft übertragen.

Die Vererbung bei der vegetativen Fortpflanzung der Metazoen wurde eigentlich methodisch sehr wenig untersucht. Auf diesem Gebiete sind nur die Arbeiten von Hanel (66a) und Stolc (169) zu nennen. Die erstgenannte Verfasserin hat nachgewiesen, daß die Anzahl der Tentakel bei *Hydra* sich bei vegetativer Vermehrung nicht immer vererbt; auf Grund ihrer Experimente ist Stolc mit der Süßwasserannulate *Aelosoma*, bei dem die Heredität der durch mechanische Abtrennung veränderten Anzahl der Borstensegmente geprüft wurde, zu folgendem summarischen Endergebnis gelangt: „Die durch einen einzelnen, also nicht wiederholten mechanischen Eingriff oder durch einen nicht wiederholten Einfluß des Mediums erworbenen Eigenschaften werden bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung nicht vererbt.“

In neuerer Zeit hat CHILD (25—28) eine Anzahl von Arbeiten hauptsächlich an Würmermaterial ausgeführt, in welchem auch die Vererbungsverhältnisse bei asexueller Reproduktion berücksichtigt wurden. Auf Grund seiner Studien kommt CHILD zu dem Ergebnis, daß die vegetative Erzeugung einer neuen Generation durch Isolation (vgl. P. 463) eines Organismusteiles aus dem korrelativen Zusammerhang der Teile ausgelöst wird, und zwar sowohl in dem Fall der physiologischen Isolation (Autotomie, Autolazeration usw.), als auch im Falle der physikalischen Abtrennung eines gewissen Organismusteiles, welche gewöhnlich die Regeneration zur Folge hat. In der Zusammensetzung des Organismus unterscheidet er die dominierenden und die subordinaten Partien. Die sog. niederen Organismen, z. B. die Hydroidpolypen, verhalten sich bei der Isolation so, daß fast jeder dominierende Teil die übrigen dominierenden nach der Isolation zu erzeugen vermag. Komplizierter sind die Verhältnisse bei etwas mehr differenzierten Organismen (Würmer), bei denen besonders gewisse Organismuspartien (subordinate Teile) geringere Befähigung zur Reproduktion aufweisen. Bei der Isolation der subordinaten Teile aus dem korrelativen Zusammenhang mit den dominierenden Segmenten kann jedoch oft das Ganze wiederhergestellt werden. Für das Vererbungsproblem ist von Belang, daß dieses Herstellen nicht durch Restitution des fehlenden Teiles zustande kommt, sondern daß die vollständige Neubildung der neuen Individualität aus dem Material des subordinaten Teiles und zwar oft durch Entdifferenzierung erfolgt. In seiner Analyse weist CHILD mehrmals auf die nahe Verwandtschaft der Vererbungserscheinungen mit den Regulationsvorgängen hin.

Die bisher besprochenen Untersuchungen über Vererbung bei vegetativer Fortpflanzung sind noch nicht abgeschlossen und haben mehr einen fragmentarischen Charakter und dürften wahrscheinlich erst in künftigen Forschungen erweitert werden.

b) Pfropfhybride.

Mit dem Problem der Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung steht die sogenannte Pfropfhybridenfrage in Zusammenhang. Bekanntlich können einer Pflanze die vegetativen Partien einer anderen aufgepfropft werden. Es drängt sich nun die Frage auf, was für Merkmale diejenigen Organismen zur Schau tragen werden, welche auf vegetativem Wege aus beiden zusammengepfropften Pflanzen entstanden sind, und zwar aus denjenigen adventiven Sprossen, welche an der Stelle des Zusammenwachsens beider Organismen sich entwickelt haben. Seit Jahren erhält sich in der Botanik die Annahme, daß das sogenannte *Laburnum Adami* (*Cytisus Adami* HORT., Fig. 293), welches in bestimmten Teilen der Pflanze die Merkmale von *Laburnum vulgare*, in anderen die Merkmale von *Cytisus purpureus* zeigt, als Pfropfbastard entstanden ist. Trotz zahlreicher Bemühungen ist es indessen noch nicht gelungen, diesen Pfropfbastard noch einmal experimentell zu erzeugen. Und es wäre doch sehr wichtig, wenn man sich überzeugen könnte, nach welchen Regeln die Uebertragung der elterlichen Merkmale auf die so gezeugte Nachkommenschaft erfolgt.

Von prinzipieller Bedeutung sind die von H. WINKLER (185—189) veröffentlichten Mitteilungen, welche das Problem der vegetativen Bastarde bedeutend gefördert haben. H. WINKLER verwendete zu



Fig. 293. *Laburnum Adami* (*Cytisus Adami*) mit Rückschlagszweigen in seine beiden Stammformen: *Laburnum vulgare* (links) und *Cytisus purpureus* (rechts). Nach Strasburger.

seinen Versuchen *Solanum nigrum* (Fig. 294) und *Solanum lycopersicum* (Fig. 295). Der Gipfelsproß von *Solanum nigrum* wurde in einen Keimling von *Solanum lycopersicum* keilförmig eingepfropft. Fig. 296 illustriert die Operationsmethode von WINKLER. Der punktierte Teil entspricht dem Nachtschattenorganismus (*Sol. nigrum*), der helle der Tomate (*Sol. lycopersicum*), auf welche der Nachtschatten aufgepropft wurde. Nach einiger Zeit wurde das Versuchsobjekt derart dekapitiert, daß die apikale Schnittfläche zum Teil aus dem Gewebe von *Sol. nigrum*, zum Teil wieder aus dem Gewebe von *S. lycopersicum* bestand. Die adventiven Sprossen, welche aus jener Gegend hervorgewachsen waren, in welcher die artfremden Gewebe aneinander grenzten, wurden abgehoben, isoliert und zur Bewurzelung gebracht.



Fig. 294.



Fig. 295.

Fig. 294. *Solanum nigrum.* Nach WINKLER.
Fig. 295. *Solanum lycopersicum.* Nach WINKLER.

Unter den Pflanzen, welche aus dieser Anlage hervorgingen, erwies sich ein Teil als reines *Sol. nigrum* (Fig. 294), ein anderer Teil als *Sol. lycopersicum*, ein Teil konnte als Chimäre (Fig. 296 *D*) bezeichnet werden, da die Pflanzen stellenweise dem einen, stellenweise dem anderen Stammorganismus entsprachen. Ein Exemplar aber trug die Merkmale beider Stammorganismen zusammen zur Schau. Der Pfropfbastard wurde von WINKLER *Solanum tubingense* genannt. In Fig. 297 ist *Sol. tubingense* abgebildet. Wir sehen auf den ersten Blick, daß der letzterwähnte Organismus hinsichtlich seiner morphologischen Merkmale einen Mischling der beiden Stammformen (vgl. Fig. 294 u. 295) darstellt. Man fand ferner, daß auch andere Kombinationen der elterlichen Merkmale in den vegetativen Deszendenten auftreten können. WINKLER hat in seinen späteren Mitteilungen

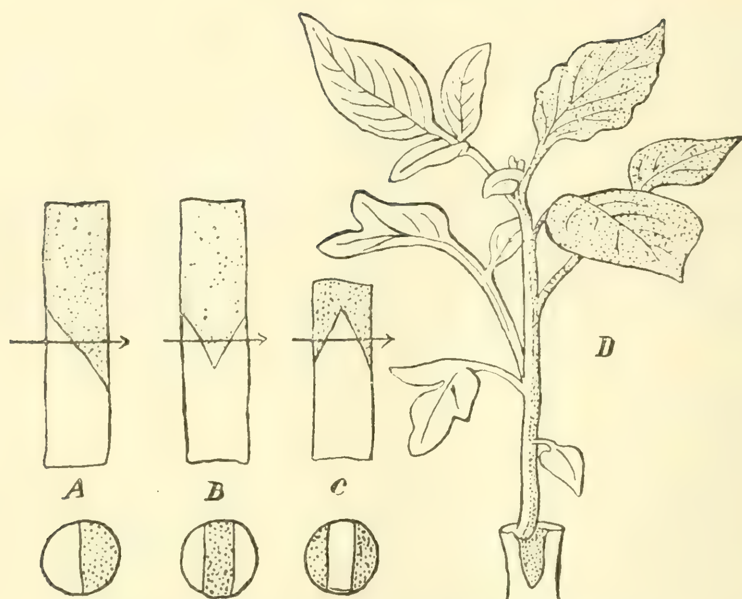


Fig. 296. A, B, C Schematische Darstellung verschiedener Arten von Pfropfung mit den zugehörigen Querschnitten der Pfropfungsstellen in der Richtung der Pfeile; punktiert Nachtschatten, hell Tomate. A Kopulation, B Keilpfropfung, C Sattelpfropfung. D Chimäre: unten die Tomatenunterlage (hell) mit eingesetztem Nachtschattenkeil (punktiert). Nach Winkler aus Plate.



Fig. 297. *Solanum tubingense*. Nach Winkler.



Fig. 298. *Solanum Darwinianum*. Nach Winkler.

In neuerer Zeit hat CHILD (25—28) eine Anzahl von Arbeiten hauptsächlich an Würmermaterial ausgeführt, in welchem auch die Vererbungsverhältnisse bei asexueller Reproduktion berücksichtigt wurden. Auf Grund seiner Studien kommt CHILD zu dem Ergebnis, daß die vegetative Erzeugung einer neuen Generation durch Isolation (vgl. P. 463) eines Organismusteiles aus dem korrelativen Zusammerhang der Teile ausgelöst wird, und zwar sowohl in dem Fall der physiologischen Isolation (Autotomie, Autolazeration usw.), als auch im Falle der physikalischen Abtrennung eines gewissen Organismusteiles, welche gewöhnlich die Regeneration zur Folge hat. In der Zusammensetzung des Organismus unterscheidet er die dominierenden und die subordinaten Partien. Die sog. niederen Organismen, z. B. die Hydroidpolypen, verhalten sich bei der Isolation so, daß fast jeder dominierende Teil die übrigen dominierenden nach der Isolation zu erzeugen vermag. Komplizierter sind die Verhältnisse bei etwas mehr differenzierten Organismen (Würmer), bei denen besonders gewisse Organismuspartien (subordinate Teile) geringere Befähigung zur Reproduktion aufweisen. Bei der Isolation der subordinaten Teile aus dem korrelativen Zusammenhang mit den dominierenden Segmenten kann jedoch oft das Ganze wiederhergestellt werden. Für das Vererbungsproblem ist von Belang, daß dieses Herstellen nicht durch Restitution des fehlenden Teiles zustande kommt, sondern daß die vollständige Neubildung der neuen Individualität aus dem Material des subordinaten Teiles und zwar oft durch Entdifferenzierung erfolgt. In seiner Analyse weist CHILD mehrmals auf die nahe Verwandtschaft der Vererbungserscheinungen mit den Regulationsvorgängen hin.

Die bisher besprochenen Untersuchungen über Vererbung bei vegetativer Fortpflanzung sind noch nicht abgeschlossen und haben mehr einen fragmentarischen Charakter und dürften wahrscheinlich erst in künftigen Forschungen erweitert werden.

b) Pfropfhybride.

Mit dem Problem der Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung steht die sogenannte Pfropfhybridenfrage in Zusammenhang. Bekanntlich können einer Pflanze die vegetativen Partien einer anderen aufgepfropft werden. Es drängt sich nun die Frage auf, was für Merkmale diejenigen Organismen zur Schau tragen werden, welche auf vegetativem Wege aus beiden zusammengepfropften Pflanzen entstanden sind, und zwar aus denjenigen adventiven Sprossen, welche an der Stelle des Zusammenwachsens beider Organismen sich entwickelt haben. Seit Jahren erhält sich in der Botanik die Annahme, daß das sogenannte *Laburnum Adami* (*Cytisus Adami* HORT., Fig. 293), welches in bestimmten Teilen der Pflanze die Merkmale von *Laburnum vulgare*, in anderen die Merkmale von *Cytisus purpureus* zeigt, als Pfropfbastard entstanden ist. Trotz zahlreicher Bemühungen ist es indessen noch nicht gelungen, diesen Pfropfbastard noch einmal experimentell zu erzeugen. Und es wäre doch sehr wichtig, wenn man sich überzeugen könnte, nach welchen Regeln die Uebertragung der elterlichen Merkmale auf die so gezeugte Nachkommenschaft erfolgt.

Von prinzipieller Bedeutung sind die von H. WINKLER (185—189) veröffentlichten Mitteilungen, welche das Problem der vegetativen Bastarde bedeutend gefördert haben. H. WINKLER verwendete zu



Fig. 293. *Laburnum Adami* (*Cytisus Adami*) mit Rückschlagszweigen in seine beiden Stammformen: *Laburnum vulgare* (links) und *Cytisus purpureus* (rechts). Nach Strasburger.

auch andere Typen vom Charakter der Pfropfbastarde gewonnen, die er *Sol. proteus*, *Darwinianum* (Fig. 298), *Kohlreuterianum*, *Gaertnerianum* benannte. Alle diese neuen Bastardformen bilden wohlcharakterisierte und wesentlich voneinander verschiedene Uebergangsformen zwischen den beiden Stammarten *Sol. nigrum* und *Sol. lycopersicum.* Es war charakteristisch, daß die von WINKLER gewonnenen Bastarde bei weiterer Kultur spontane Rückschläge gegen einen von den elterlichen Organismen aufwiesen; bei *Sol. tubingense* konnte WINKLER die Rückschläge stets gegen *Sol. nigrum* konstatieren. Dieser Umstand ist noch aus einem anderen Grund von Bedeutung: H. WINKLER berichtet nämlich in seiner unlängst veröffentlichten neuen Mitteilung über „die Nachkommenschaft der *Solanum*-Pfropfbastarde“, daß 3 Pfropfbastarde zwischen *Sol. nigrum* und *Sol. lycopersicum* sich bei Selbstbestäubung als fruchtbar erwiesen. Die Untersuchung der daraus entstandenen Deszendenten ergab, daß die Nachkommenschaft der Pfropfbastarde von *Solanum* „in allen Individuen rein zu demjenigen Elter zurückschlägt, dem der Pfropfbastard in seinen morphologischen Eigenschaften am nächsten steht, und zu dem auch vegetative Rückschläge spontan auftreten“ (WINKLER, 187, p. 12).

Es drängt sich ferner die äußerst wichtige Frage nach der Ontogenese der von WINKLER beschriebenen vegetativen Bastarde auf. Am nächsten lag die Vermutung, ob die vegetativen, an der Verwachsungsstelle aneinander grenzenden Elemente nicht einer Verschmelzung unterliegen, welche etwa den sexuellen Vorgängen in gewisser Weise analog sein könnte. Wie bei den sexuellen Prozessen müßte man auch hier eine Karyogamie der betreffenden Elemente erwarten. Wäre dies tatsächlich der Fall, so müßte man eine entsprechende Zunahme der Chromosomenanzahl in den Zellelementen des Bastardorganismus feststellen. Um diesem Problem näher zu treten, stellte WINKLER Untersuchungen an, in denen es sich darum handelte, die Zahl der Chromosomen in den elterlichen Organismen und in den Pfropfbastardzellen zu bestimmen. In den vegetativen Zellen des *Sol. nigrum* wurden 72 Chromosomen, in den ebenfalls somatischen Elementen von *Sol. lycopersicum* 24 Chromosomen gefunden. Es ist nun klar, daß in dem Falle, wenn der WINKLERsche Pfropfbastard aus dem durch Verschmelzung der somatischen Zellen entstandenen Elemente seinen Ausgangspunkt nimmt, und wenn kein Reduktionsvorgang in diesem Prozeß stattgefunden hat, man in den vegetativen Zellen der Pfropfbastarde ($24 + 72 =$) 96 Chromosomen erwarten muß. Indessen fand WINKLER auf Grund eines eingehenden Studiums der Mikrosporenentwicklung in den Keimzellen von *Sol. tubingense*, *Darwinianum* und *Gaertnerianum* nur 36 Chromosomen, in denen von *Sol. proteus* und *Kohlreuterianum* sogar nur 12. Es ist also einleuchtend, daß die Bastarde zu der elterlichen Chromosomenzahl zurückkehren, und zwar wieder zu demjenigen von den Eltern, dem sie näher stehen und zu dem auch vegetative Rückschläge spontan auftreten.

Der Verschmelzungsprozeß der Kerne vegetativer Zellen ist jedoch auf Grund dieser Untersuchungsergebnisse nicht ausgeschlossen; solange noch somatische Zellen der Pfropfbastarde nicht untersucht sind, kann die Frage nach der Genese dieser Organismen nicht entschieden werden.

Es soll noch erwähnt werden, daß neuerdings Strasburger (173) dasselbe Material nach der von Winkler angegebenen Pfropfungsmethode cytologisch mit besonderer Beachtung der Verwachsungsstelle zwischen den beiden Pflanzen untersucht hat, um zu entscheiden, ob sich nicht ein „Uebertritt von Kernen aus dem Gewebe der einen Pflanze in die der anderen" finden läßt. Seine Untersuchung ergab in dieser Beziehung ein negatives Resultat. Strasburger glaubt nicht, daß die von Winkler beschriebenen vegetativen Bastarde wirklich der Verschmelzung der somatischen Zellen ihre Entstehung verdanken, sondern hält alle von Winkler beschriebenen Mischlinge „für mehr oder weniger komplizierte Chimären" [1]). Diese Anschauung stimmt auch mit den Resultaten von Baur (8b) über sogenannte Periklinalchimären bei *Pelargonium* sehr gut überein.

In den besprochenen Fällen der Pfropfbastarde haben wir es mit der Einpfropfung von verschiedenen Arten zu tun gehabt. Außer diesen Chimären- resp. Verschmelzungsbastarden wird noch in der botanischen Literatur von sogenannten Modifikationspfropfbastarden gesprochen. Als solche werden die Gebilde aufgefaßt, in welchen das aufgesetzte Reis durch den direkten Einfluß der Unterlage oder diese durch jenes in seinen spezifischen Eigenschaften dauernd verändert wird, so daß ein neuer Biotypus entstünde (Winkler, 190). Wir sprechen also von Modifikationspfropfbastarden, wenn gewisse Modifikationen entweder im Reis oder in der Unterlage ausschließlich durch die Pfropfung erreicht wurden. Winkler gibt dazu folgendes Beispiel: „Wenn z. B. zwei absolut kahle Spezies aufeinander gepfropft würden, und das Reis würde dauernd zur Bildung von Haaren veranlaßt, ohne daß dieser Erfolg auf irgendeinem anderen Wege als eben durch die Pfropfung auf dieser Unterlage zu erreichen wäre, so müßten wir in der behaarten Form einen Modifikationsbastard erblicken, wenn es sich auch um das Auftreten einer Eigenschaft handelt, die bei keinem der Eltern vorhanden war."

Winkler (190) verdanken wir eine erschöpfende Monographie, in welcher er die ganze recht zerstreute Literatur dieses Problems kritisch zusammenstellt und auch alle Möglichkeiten der eventuellen Beeinflussung des einen Pfropfsymbionten durch den anderen wie auch die Beeinflussung der Nachkommenschaft des einen Pfropfsymbionten durch den anderen erörtert. Es kommen hier die indirekten und direkten Aenderungen in Frage. Als vermittelte oder indirekte sind die Ernährungsverhältnisse zu verstehen, welche nicht nur die Unterlage, sondern auch das Reis zu beeinflussen vermögen. Alle übrigen sind direkt, da sie gleichzeitig auf die beiden Komponenten einwirken können.

Eine gründliche Untersuchung aller bisher bekannten Tatsachen ergab „als Gesamtresultat die Feststellung, daß bisher kein einziger Fall bekannt geworden ist, der es bewiese oder auch nur wahrscheinlich machte, daß bei der Pfropfsymbiose der eine Partner in seinen spezifischen Eigenschaften durch den Einfluß des anderen selbst oder in seiner Nachkommenschaft auch nur im geringsten verändert wird. Und es muß als sehr wahrscheinlich angesehen werden, daß eine solche direkte spezifische Beeinflussung durch die Pfropfung überhaupt

---

1) Strasburger stellt in dieser Arbeit die Hypothese von den „Hyperchimären" auf. Ich kann hier darauf nicht näher eingehen und verweise in dieser Hinsicht auf die Originalarbeit.

nicht erzielbar ist. Mit anderen Worten: Modifikations- oder Beeinflussungspfropfbastarde sind faktisch unmöglich.“

Was nun die Tierwelt anbelangt, so wurden mehrmals solche Pfropfungen besonders oft an embryonalen Organismen ausgeführt. MORGAN (117) war der erste, welcher eine einheitliche Individualität aus zwei Blastulen von Echiniden durch Transplantation erzeugt hat. DRIESCH (43) hat bei Echinidenembryonen ebenfalls die Pfropfung von zwei gleichartigen Blastulakeimen beobachtet, GARBOWSKI (53) gelang es, die Bruchstücke von zwei in Furchung begriffenen Keimen der Echiniden zusammenzukitten, und führte diese Transplantation in so geschickter Weise aus, daß man die Entwicklung der beiden zusammengesetzten Keime sehr gut verfolgen konnte, da der eine von den Keimen vor dem operativen Eingriff intravital gefärbt wurde. Die Versuche von DRIESCH, von MORGAN und GARBOWSKI und die neuesten Untersuchungen von GOLDFARB (57) ergeben, daß sich bei dieser Transplantation sehr oft ein einheitliches Ganze, eine gleichmäßig geformte Individualität erreichen läßt. In vielen Fällen behalten die einzelnen Keime, wie besonders DRIESCH nachgewiesen hat, eine größere oder geringere Selbständigkeit, nirgends konnte jedoch nachgewiesen werden, daß diese Propfbastarde gewisse neue Charaktere durch Pfropfung gewinnen.

Dasselbe Resultat haben die aus anderen Gründen recht erfolgreichen und sehr elegant ausgeführten Versuche von HARRISON (67) ergeben, welcher in späteren Stadien Pfropfoperationen an Amphibienkeimen durchführte. Fig. 299 zeigt Embryonen, welche im vorderen Teil aus *Rana palustris*, im hinteren aus *Rana sylvatica* zusammengesetzt sind, Fig. 300 zeigt ähnliche aus *Rana pipiens* (vorn) und *R. palustris* (hinten) zusammengesetzte Bildungen. Aber eine sicher feststellbare Beeinflussung dieser beiden Komponenten läßt sich nicht nachweisen.

Allerdings muß ich hervorheben, daß diesbezügliche Versuche an tierischem Material noch recht spärlich sind und daß auf diesem Gebiete noch sicher neue Resultate zu erwarten sind.

c) Vererbung bei sexueller Fortpflanzung.

α) Aufgaben der Forschung.

Die Vererbung wurde gründlich bei denjenigen Tieren untersucht, welche sich auf geschlechtlichem Wege fortpflanzen. Die Regeln, nach welchen sich die Vererbung äußert, sollen das Verhältnis derjenigen Merkmale, die bei den Nachkommen wahrnehmbar sind, zu denjenigen, welche bei den Eltern resp. noch früheren Vorfahren konstatiert wurden, bestimmen. Es handelt sich demnach darum, den Anteil nachzuweisen, welchen bei dem Prozeß der Uebertragung seiner Charaktere jeder von den Erzeugern der neuen Generation ausübt.

Es drängt sich nun eine der wichtigsten Fragen in der Vererbungslehre auf, ob überhaupt Regeln vorhanden sind, welche den Anteil der beiden den Ausgangspunkt für die Entwicklung der Deszendenzgeneration bildenden Organismen an dem Komplex seiner Charaktere bestimmen.

Die Organisation der Nachkommenschaft steht in manchen Fällen in der Mitte zwischen der Organisation ihrer beiden Eltern, so daß

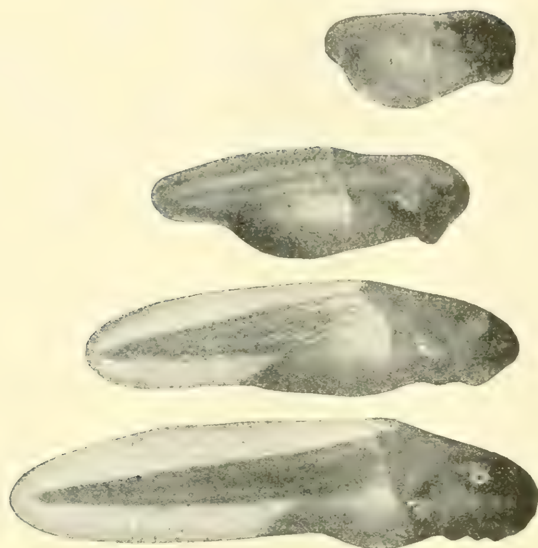


Fig. 299. Zusammengesetzte Embryonen; vorn *Rana sylvatica*, hinten *R. palustris*, in verschiedenen Altersstadien. Nach Harrison aus Goldschmidt.

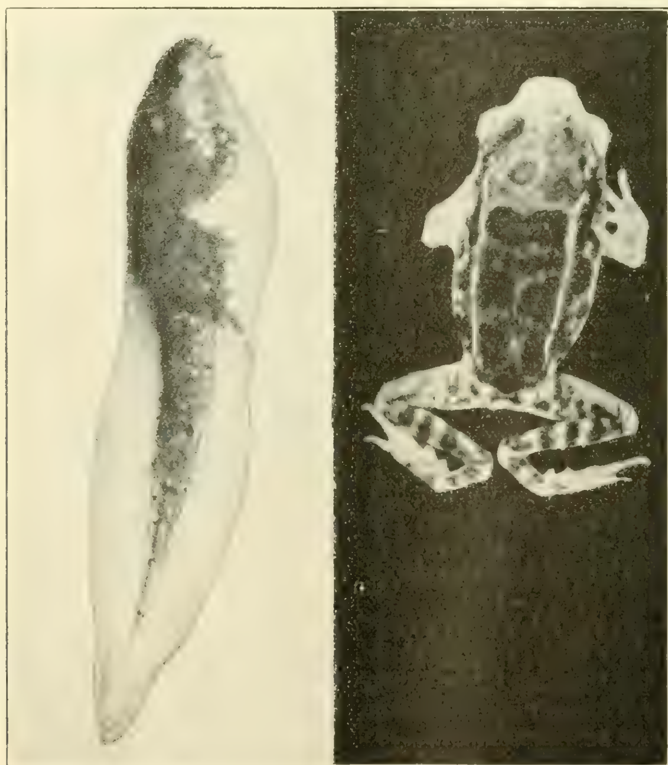


Fig. 300. Künstlicher Doppelfrosch aus vorn *Rana pipiens*, hinten *R. palustris*. Links als Kaulquappe, rechts als Frosch. Nach Harrison aus Goldschmidt.

das untersuchte Merkmal gewissermaßen einen Durchschnitt zwischen den betreffenden Merkmalen der Eltern bildet. In anderen Fällen ist die Prävalenz des einen oder des anderen von den Eltern nachweisbar, oder es tritt sogar der reine Typus eines der Eltern auf. Es kommen wieder andere Fälle vor, in denen ein gewisses Mosaik der elterlichen Charaktere sich manifestiert. Es treten also die Merkmale des Vaters auf, und nebenbei äußert sich ein entsprechendes und doch differentes Merkmal des anderen elterlichen Teiles. Beide treten in unbeeinträchtigter Intensität nebeneinander auf und sind nur topographisch territoriell voneinander abgegrenzt.

Aber durch die Erforschung des Anteils der beiden Eltern an der Organisation der Nachkommen ist die Aufgabe der Lehre über Vererbungsregeln noch lange nicht erschöpft. Man erwartet von ihr noch andere Aufschlüsse: Eine Generation der Nachkommen kann aus mehreren Individuen bestehen. Man muß die Zahlenverhältnisse zwischen den einzelnen Individuen solcher Generation zu ermitteln suchen, man muß nachweisen, wie viele Nachkommen dem Vater, wie viele der Mutter gleichen. Es ist ferner bereits öfters beobachtet worden, daß die Organismen nicht nur ihrem unmittelbaren Erzeuger ähnlich sind, sondern auch den vorhergehenden Generationen in gewissen Merkmalen zuneigen. Es wird also die Aufgabe der Lehre über Vererbungsregeln sein, festzustellen, ob und eventuell in welchem Grade sich die Kombination des Einflusses der Eltern mit dem Einfluß der vorhergehenden Generation in den Nachkommen ausbildet.

Es würde den Rahmen dieses Kapitels weit überschreiten, wenn ich die ganze Literatur der Vererbungsregel besprechen wollte. Besonders in letzter Zeit erwachte auf diesem Gebiete eine überaus rege Arbeitstätigkeit. Ich verweise hinsichtlich der genaueren Literaturzusammenstellung auf die Bücher von Morgan (118), Johannsen (94), Lotsy (107), Plate (137), Goldschmidt (58), Bauer (8), Castle (18) und vor allem auf das Buch von Bateson (7), in welchem die wichtigsten Errungenschaften auf diesem Gebiete ausführlich besprochen wurden. Diejenigen Tatsachen wieder, welche mit der Entwicklungsmechanik im Zusammenhang stehen, habe ich (56) an anderen Orten besprochen. Hier sollen bloß die wichtigsten Vererbungserscheinungen zur Sprache kommen.

β) Methoden der Forschung nach den Vererbungsregeln.

Aus der Charakteristik der Aufgaben, welche den Forschungen der Vererbungsregel bevorstehen, ergeben sich auch die Untersuchungsmethoden dieses Gebietes.

Die erste Methode beruht auf der Zusammenstellung der statistischen Angaben, die sich auf ein Merkmal bei einer bestimmten eben untersuchten Art beziehen. Man kann diese Zusammenstellung in mehreren aufeinander folgenden Generationen eventuell wiederholen und versuchen zu ermitteln, inwieweit sich ein gegebenes Merkmal konstant verhält, inwieweit es einer Fluktuation unterworfen ist usw. Mit dieser statistischen Methode wurden z. B. die Arbeiten von Galton und seiner Schule ausgeführt.

Vollkommen mit Recht betont jedoch Goldschmidt die Unzulänglichkeit dieser statistischen Methoden. Auch die um die Vererbungslehre so verdienten Forscher, wie Bateson und Johannsen, sind der Meinung, daß man bei der ausschließlichen Anwendung der statistischen Methode keine exakten Resultate erzielen kann. Man muß diese Methode erst mit der biologischen Analyse verbinden, um den Erfordernissen der modernen Forschung zu genügen.

Die zweite Methode beruht darauf, daß man die individuellen Charaktere resp. Variationserscheinungen in sogenannten „reinen Linien" studiert. Diese Methode wurde in der Botanik in wirklich wissenschaftlicher Weise zuerst von Johannsen (94) eingeführt, und ich habe bereits oben über die Resultate, zu welchen der genannte Forscher mit dieser Methode gelangt ist, berichtet. Unter „reiner Linie" versteht man nach diesem Autor alle Individuen, welche von einem einzigen absolut selbstbefruchtenden Individuum abstammen. Wenn sich die Individuen vegetativ fortpflanzen, so können auch die Deszendenten eines Individuums als reine Linie bezeichnet werden. Die Bedeutung dieser Methode liegt darin, daß man beim Erzeugen der Nachkommenschaft den Anteil des anderen Organismus ausschließt und auf diese Weise ganz präzise Resultate hinsichtlich der erblichen Uebertragung von bestimmten Charakteren bekommt, im Gegensatz zu den Populationen, welche ein Gemenge von verschiedenen Typen und ein Gemisch von Charakteren verschiedener sich an der Zeugung beteiligenden Individuen darstellen.

Die dritte in den Vererbungsstudien angewandte Methode besteht endlich in Kreuzungen. Diese älteste Forschungsmethode muß stets in solchen Fällen verwendet werden, wo es sich um Feststellung des Anteiles der beiden Eltern an der Uebertragung der Merkmale handelt. Dabei ist selbstverständlich ein gründliches Studium der beiden elterlichen Organismen unerläßlich. Es muß hier gleich der Begriff der „Kreuzung" kurz erörtert werden. Nach den modernen biologischen Ansichten ist jeder geschlechtlich erzeugte und nicht durch Selbstbefruchtung entstandene Organismus als einer zu bezeichnen, welcher seine Entstehung der Kreuzung verdankt. Die beiden elterlichen Organismen unterscheiden sich stets voneinander nicht nur durch ihre verschiedenen geschlechtlichen Charaktere, sondern auch durch ihre individuellen, sowohl morphologischen, wie physiologischen Merkmale.

γ) Einteilung der Vererbungstypen.

Aus praktischen Gründen lassen sich die wichtigsten Vererbungserscheinungen in drei Haupttypen einteilen: die gemischte, die mosaikartige und die alternative Vererbungsform. Trotz zahlreicher Uebergangsformen läßt sich meiner Ansicht nach diese von Galton eingeführte Einteilung bis heute aufrecht erhalten, obschon seit dieser Zeit die einschlägige Literatur beträchtlich angewachsen ist und darunter eine ganze Reihe bahnbrechender Arbeiten veröffentlicht wurde.

δ) Gemischter Vererbungstypus.

Dieser zeichnet sich dadurch aus, daß in einem und demselben Tochterorganismus, ja sogar in einem und demselben Organ dieses

Individuums die väterlichen und die mütterlichen Charaktere gemischt auftreten. Die Erscheinung macht den Eindruck, als ob in diesen Fällen eine „Verschmelzung“ von zwei antagonistischen oder stark voneinander abweichenden Merkmalen stattfindet. Es entsteht dabei etwas, was zwischen der Intensität des väterlichen und des mütterlichen Merkmales in der Mitte steht, was also einen zwischen den betreffenden Merkmalen beider Eltern stehenden Durchschnittscharakter aufweist.

Es ist bemerkenswert, daß dieser Vererbungstypus am häufigsten da auftritt, wo die Kreuzung zwischen zwei ferner stehenden Formen vorgenommen wird. Die Kreuzung zwischen zwei Arten, wenn sie überhaupt durchführbar ist und wenn daraus eine entwicklungsfähige Nachkommenschaft resultiert, ergibt gewöhnlich Bastarde, welche nach dem gemischten Typus vererben. PLATE (136) zitiert in seinem Selektionsstudium mehrere Beispiele solcher gemischten Vererbung: Die Haarfarbe des Bastardes von *Ursus arctos* und *Ursus maritimus*, die Schnabelform vom Hybrid der *Ibis religiosa* und *Platalea minor*, die Färbung und der Schädel des Nachkommens von *Lepus timidus* und *Lepus europaeus* usw. bilden Beispiele solcher Hereditätsform.

Ich habe in meinem Vererbungsbuche (56) sehr genau auf Grund der Schilderungen von TH. BOVERI (10) die Bastarde von *Echinus microtuberculatas* ♂ und *Sphaerechinus granularis* ♀ beschrieben, hier bringe ich nur die Abbildungen der elterlichen Formen wie auch des aus dieser Kreuzung resultierten Bastardes. Wenn man besonders die Skelettstruktur dieser drei Plutei aufmerksam betrachtet, so fällt es sofort auf, daß die Bastarde hinsichtlich der Skelettstruktur ungefähr ein Mittelding zwischen beiden elterlichen Typen darstellen. Es ist beachtenswert, daß bereits in so frühen Entwicklungsstadien dieser Vererbungstypus sich so stark ausprägt. Dabei ist jedoch zu bemerken, daß die Bastarde der gekreuzten Echinidenarten nicht immer eine Mittelstellung zwischen dem Skelett des Vaters und dem der Mutter einnehmen. Wenn man viele Bastarde, welche von demselben Elternpaar gezeugt wurden, miteinander und mit den beiden Eltern vergleicht, so gelangt man zu dem Schluß, daß sich diese Nachkommen „durch eine außerordentliche Variabilität auszeichnen und daß sie in ihrer Mannigfaltigkeit eine geschlossene Kette herstellen, welche von der väterlichen und mütterlichen Form hinüberführt“. (STEINBRÜCK, 164, p. 42.)

Ich betrachte diese Vermehrungsart nicht als MENDELschen alternativen Vererbungstypus, da es absolut undenkbar ist, daß aus so strukturiertem Skelettypus in weiterer Entwicklung das Dominieren eines von den Eltern resultieren sollte. Die Angaben von J. LOEB, W. KING und A. MOORE (106) über die Dominanzerscheinungen bei den Pluteen des Seeigels scheinen mir nicht stichhaltig zu sein, da hier doch nur eine Generation untersucht wurde und über den Anteil der spermatischen Substanzen ebenfalls nicht entschieden wurde.

Die Kreuzung von Rassen, resp. von nicht weit entfernten Arten ergibt nur selten eine Nachkommenschaft, bei welcher man die gemischte Vererbungsform feststellen könnte; es kommt jedoch auch in diesen Kombinationen der erwähnte Hereditätstypus vor. Allgemein bekannt ist z. B., daß die Hautfarbe des Mulatten die Mittelstufe zwischen der weißen und der schwarzen bildet.

Nicht nur die morphologischen, sondern auch die physiologischen Merkmale können nach dem gemischten Vererbungstypus auf die

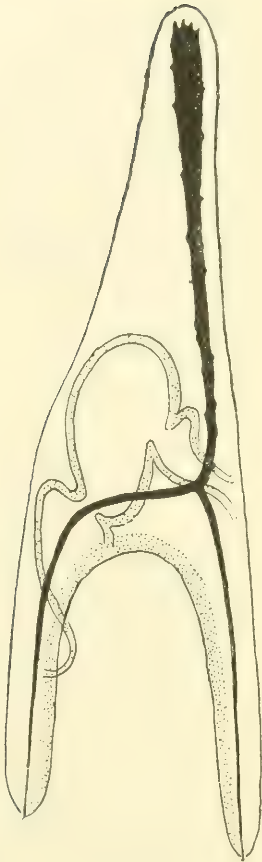


Fig. 301.

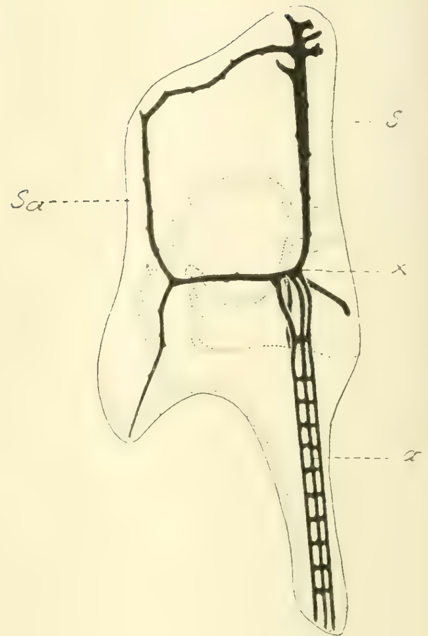


Fig. 302.

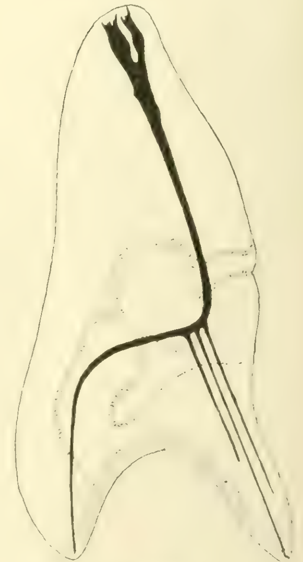


Fig. 303.

Fig. 301. Pluteus von *Echinus microtuberculatus*. (Nach Boveri.)

Fig. 302. Pluteus von *Sphaerechinus granularis*. *Sa* Scheitelast des Oralstabes, *s* Scheitelstab, *a* Analstab, *x* Gemeinsames Zentralbereich der linken und rechten Skeletthälfte. (Nach Boveri.)

Fig. 303. Pluteus von einem Bastard *Echinus microtuberculatus* ♂, *Sphaerechinus granularis* ♀. (Nach Boveri.)

Nachkommenschaft übertragen werden. Eine entwicklungsphysiologische Eigenschaft bildet z. B. das Tempo des Entwicklungsfortschrittes. Es kommen Tierformen vor, bei deren Kreuzung sich das Entwicklungstempo intermediär zwischen den elterlichen Typen darstellt. Eine solche Erscheinung wurde z. B. von H. Newman

(124) festgestellt, welcher die Kreuzungskulturen von *Fundulus heteroclitus* und *Fundulus majalis* untersucht hat. NEWMAN hat nachgewiesen, daß eine reine Kultur von *Fundulus heteroclitus* ein beträchtlich schnelleres Tempo als eine solche von *Fundulus majalis* zeigt. Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier von *Fundulus heteroclitus* wird durch Befruchtung derselben durch den Samen von *Fundulus majalis* verlangsamt. Nach H. NEWMAN ist diese Verlangsamung des Entwicklungstempos schon nach 14—20 Stunden meßbar und wird im Laufe der Entwicklung immer beträchtlicher. Die Kreuzung zwischen *Fundulus majalis* und *Fundulus heteroclitus* hat eine Zunahme der Entwicklungsgeschwindigkeit im Verhältnis zum Entwicklungstempo der reinen *Fundulus majalis*-Kultur zur Folge. Den Einfluß der Kreuzung auf das Entwicklungstempo bestätigt NEWMAN (124) in seiner neueren Arbeit. Dazu muß jedoch bemerkt werden, daß dieser Behauptung von NEWMAN keineswegs allgemeine Gültigkeit zukommt. Aus den Experimenten, die sich auf die Kreuzung zwischen verschiedenen Echinidenarten beziehen (DRIESCH [42]) und der heterogenen Bastardierung der Echiniden mit Crinoiden (GODLEWSKI), geht hervor, daß das Entwicklungstempo nur vom Ei abhängt.

Bei den Kreuzungen von *Fundulus majalis* und *Fundulus heteroclitus* steht nach NEWMANS Befunden die Zahl der Herzschläge in der Mitte zwischen der Herzschlägefrequenz des Vaters und der Mutter.

In der hier oben geschilderten Vererbungsform verbleiben die Merkmale der beiden Eltern in ihren Nachkommen und verschmelzen dort zu einer gleichmäßigen Einheit, welche eine Mittelform zwischen den beiden elterlichen Typen darstellt. Es kommen jedoch auch Fälle vor, in denen die Intensität, mit welcher ein gegebenes Merkmal in den Nachkommen hervortritt, diejenige der Eltern übertrifft. So ist z. B. allgemein bekannt, daß das Maultier sich gewöhnlich durch größere Ausdauer als das Pferd und der Esel auszeichnet. Von A. LANG (104) wurde ein charakteristisches Merkmal dieser Vererbungsform festgestellt: Bei der Hybridation von *Helix hortensis* und *Helix nemoralis* vererben sich die elterlichen Merkmale in der Regel nach dem alternativen Typus, manche jedoch auch nach dem gemischten. Besonders in einem Merkmale der außergewöhnlichen Wölbung des Gehäuses (forma conoidea) übertreffen nach LANGS Untersuchungen die meisten Bastarde sogar die höher gewölbte Elternart *Helix nemoralis* um ein beträchtliches.

In allen diesen Versuchsergebnissen wäre es prinzipiell wichtig auch über die nächsten Generationen informiert zu sein. Es ist nämlich nicht ausgeschlossen, daß man hier vom gemischten Typus bloß in der ersten Generation sprechen kann, und daß sodann die Spaltung sich eventuell vollziehen wird. Neuerdings haben CASTLE (18a) mit WALTER und MULLENIX nachgewiesen, daß die Kreuzung der Kaninchen von verschiedenen Ohrenlängen Resultate nach dem Typus der intermediären Vererbung ergibt, da die Ohrenlänge genau intermediär ist, was auch in späteren Generationen bleibt, sodaß sich sogar aus solchen Kombinationen eine konstante Rasse, z. B. von Fünfachtellangohren rein züchten läßt (vgl. die Bemerkungen von LANG [104a]).

v. JANCZEWSKI hat bei seinen Kreuzungsversuchen bei verschiedenen *Ribes*-Arten festgestellt, daß in den Früchten der Bastarde der Zuckergehalt größer ist als in den Früchten der Eltern, dagegen sind diese Früchte ärmer an Säure als diejenigen der beiden elterlichen Formen.

Auch in morphologischer Hinsicht konnte v. Janczewski (87) die Mittelformen zwischen beiden elterlichen Organismen nachweisen, und zwar waren es solche, die sich durch mehrere Generationen hindurch erhielten. Der genannte Autor beschreibt die Species *Ribes rubrum* und *Ribes vulgare*, wie auch den durch Kreuzung dieser Arten entstandenen Hybriden, welchen er *Ribes Houghtonianum* nennt. Ich entnehme der Arbeit von v. Janczewski die Zeichnungen der sagittalen Durchschnitte der Blumen und der Querschnitte der Antheren von *Ribes rubrum* (Fig. 304), *Ribes vulgare* (Fig. 305) und *Ribes Houghtonianum* (Fig. 306). Aus dem Vergleich dieser Figuren geht hervor, daß der Bastard einen ausgeprägten Typus der gemischten Vererbung aufweist. Auch in den nächsten Generationen hat sich dieser Typus vollauf erhalten.

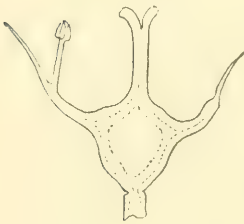



Fig. 305.

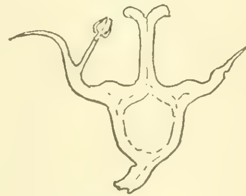



Fig. 306.

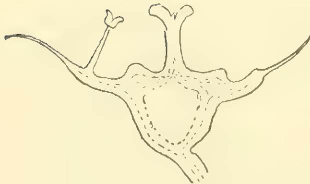
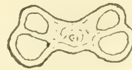



Fig. 304.

Fig. 304—306. Sagittaldurchschnitte der Blumen und Querschnitte der Antheren von *Ribes rubrum* (Fig. 304), *Ribes vulgare* (Fig. 305), *Ribes Houghtonianum* (Fig. 306). Nach Janczewski (87).

Aus allen hier angeführten Beispielen, deren Anzahl man leicht vermehren könnte, geht hervor, daß bei dieser Vererbungsform die Eigenschaftsverschmelzung sich im Hervortreten eines Charakters äußert, welcher quantitativ über eine Mittelform zwischen den betreffenden elterlichen Eigenschaften nicht hinausgeht. In manchen seltenen Fällen kann diese Eigenschaft in quantitativer Hinsicht als Summe oder Differenz zwischen beiden elterlichen Charakteren in der Nachkommenschaft zum Vorschein kommen.

ε) Mosaiktypus der Vererbung.

Diese Vererbungsart äußert sich darin, daß sowohl die väterlichen, wie die oft antagonistischen mütterlichen Merkmale gleichzeitig in einem und demselben Nachkommenorganismus der ersten Generation oft dicht nebeneinander in unverminderter Intensität hervortreten können. Bei solchen Bastarden ist in jenen Fällen die Struktur so beschaffen, daß z. B. eine Körperpartie rein mütterlichen, eine andere wieder rein väterlichen Typus aufweist. Diese Form der mosaikartigen Vererbung ist in der Botanik bereits längst bekannt, und solche Bastarde werden als Chimären (Winkler) bezeichnet (vgl. Fig. 296 D). Die Größen

der Körperpartien, welche dem einen und die dem anderen der Eltern ähnlich sind, sind sehr verschieden. Schon mehrmals sind Bastarde beschrieben worden, welche in einer Körperhälfte dem Vater, in einer anderen der Mutter ähnlich sind. In anderen Fällen wieder sind die väterlichen und die mütterlichen Merkmale bloß auf eng begrenzte Körperbezirke beschränkt, und wenn das betreffende Merkmal sich z. B. auf die Farbe der Körperoberfläche bezieht, so hat man in der Tat einen mosaikartig gefärbten Organismus. Ein Merkmalsmosaik umfaßt selten einen größeren Organenkomplex, gewöhnlich beschränkt es sich auf gewisse Organisationssysteme.

Ein Mosaik, welches sich nur auf das Skelettsystem bezieht, hat z. B. Herbst (72) in einer seiner Vererbungsstudien beschrieben. Wurden die Eier von *Sphaerechinus* leicht zur künstlichen Parthenogenese angeregt und sodann mit Sperma von *Strongylocentrotus* besamt, so waren in einer solchen Kultur Bastardindividuen zu finden, welche in ihrer Skelettstruktur auf der einen Seite alle Merkmale der *Sphaerechinus*- auf der anderen alle Merkmale der *Strongylocentrotus*-Larve aufwiesen. Fig. 302 zeigt die Skelettstruktur von *Sphaerechinus*, welche Art hier als Mutter verwendet wurde, in Fig. 301 ist das Skelett von einer *Echinus*-Larve abgebildet, welches sich nur unwesentlich von *Strongylocentrotus* unterscheidet. Fig. 307 stellt einen Bastardorganismus dar, und man sieht hier deutlich in der einen Hälfte die mütterliche, in der anderen die väterliche Skelettstruktur. Diese Larve würde demnach eine Form darstellen, welche in der botanischen Nomenklatur dem Namen der „Chimäre" entspricht.

Ein sehr schönes Beispiel einer mosaikartigen Farbenvererbung liefert uns die schöne Arbeit von Davenport (38), welcher Kreuzungen bei Hühnern angestellt hat. In seiner VII. Versuchsserie beschreibt der Verfasser die Kreuzungsresultate zwischen dem schwarzen pekin-

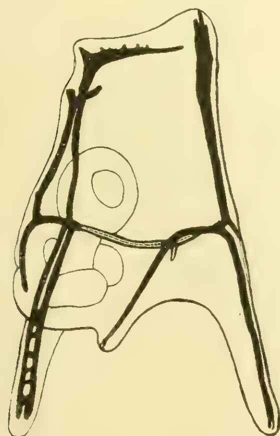


Fig. 307.

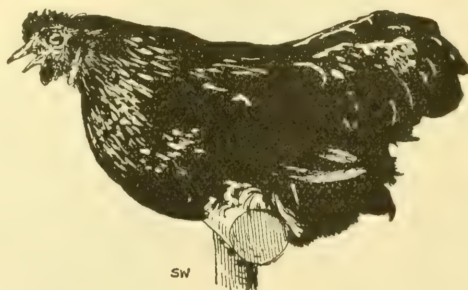


Fig. 308.

Fig. 307. Bastard von *Sphaerechinus* ♀, *Strongylocentrotus* ♂. (Die Eier wurden vor der Kreuzbefruchtung zur künstlichen Parthenogenese leicht angeregt.) Links trägt die Larve den Charakter vom *Sphaerechinus*-Skelett, rechts vom *Strongylocentrotus*-Skelett. Nach Herbst (72).

Fig. 308. Das schwarze pekinsche Huhn (Black Cochin Bantam). Nach Davenport (38).

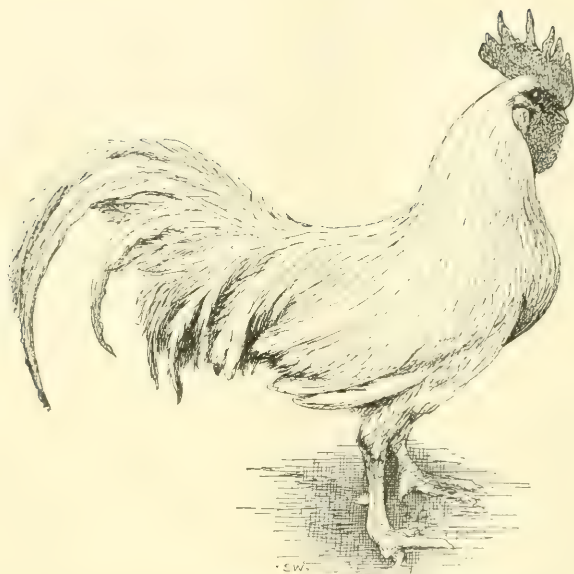


Fig. 309. Der weiße langhornige Hahn (White Langhorn Bantam). Nach Davenport (38).

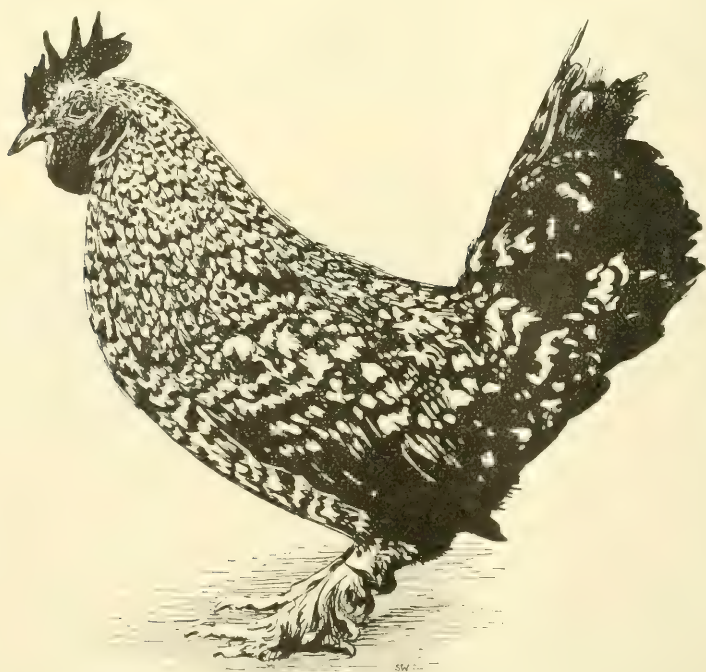


Fig. 310. Bastard zwischen den beiden Fig. 308 und 309 dargestellten Rassen. Nach Davenport (38).

schen Huhn (Black Cochin Bantam), dessen Abbildung in Fig. 308 aus DAVENPORTS Arbeit hier reproduziert wird, mit dem weißen langhornigen Hahn (Fig. 309, White Langhorn Bantam). Unter den 26 Hybriden, welche DAVENPORT aus dieser Kreuzungskombination gewonnen hatte, konnte man bei 8 Hühnern ein prachtvolles Mosaik von weißer und schwarzer Farbe feststellen (Fig. 310).

Es wäre auch hier sehr wichtig zu wissen, ob dieser Typus auch in späteren Generationen erhalten bleibt.

ζ) Typus der alternativen Vererbung.

Diese Vererbungsform äußert sich darin, daß in der Nachkommenschaft nur die Merkmale eines der Eltern hervortreten, während die korrespondierenden Charaktere des anderen der Eltern entweder überhaupt nicht nachweisbar sind, oder im latenten Zustande verbleiben, was, wie wir bald sehen werden, von der untersuchten Generation abhängt.

Die Erforschung dieses Vererbungstypus begnügt sich nicht mit der Feststellung dieser Erscheinung; die Autoren haben sich auch die Aufgabe gestellt, die Zahlenverhältnisse des Auftretens von väterlichen und mütterlichen Charakteren bei der Nachkommenschaft zu ermitteln. Es ist auch von großer biologischer Bedeutung, nachzuweisen, ob das Hervortreten oder Latentbleiben eines gegebenen Merkmales von der zur Kreuzung verwendeten Rasse resp. dem zur Kreuzung verwendeten Individuum abhängt, oder aber mit dem gegebenen Merkmal als solchen im Zusammenhang steht. Es ist ferner von Belang, ob die das betreffende Individuum charakterisierenden Merkmale einen einheitlichen untrennbaren Komplex bilden, der sich nicht spalten läßt, oder ob sich die einzelnen Merkmale unabhängig voneinander vererben können. Im ersten Fall müßte für das Individuum stets der ganze Merkmalskomplex charakteristisch bleiben. Es wäre also entweder in jeder Hinsicht dem Vater oder der Mutter ähnlich, im zweiten Fall könnten die Nachkommen eventuell ein Mosaik von väterlichen und mütterlichen Charakteren darstellen. Es ist hier zu beachten, daß, wenn sich die Merkmale im Sinne des alternativen Typus vererben, die einzelnen Charaktere sich in vollkommener Intensität vererben müssen, aber die Gesamtsumme der Merkmale könnte eine Kombination der Charaktere der beiden Eltern bilden.

Die weitere diesbezügliche Forschung stellte sich nun die Aufgabe zu ermitteln, wie sich die Vererbungsverhältnisse in späteren Generationen gestalten und wovon das Hervortreten oder Latentbleiben der Merkmale abhängt.

Die Entdeckung dieses Vererbungstypus verdanken wir GREGOR MENDEL, dessen Pionierarbeit, die im Jahre 1869 veröffentlicht wurde, durch mehrere Jahrzehnte zwar vollständig vergessen blieb, nachdem sie aber am Anfange unseres Jahrhunderts ungefähr gleichzeitig und unabhängig von H. DE VRIES, C. CORRENS und E. v. TSCHERMAK wieder neu entdeckt wurde, sich für künftige Forschungen auf diesem Gebiete als bahnbrechend erwies. Diese monumentale Arbeit hat die Anregung zu vielseitigen Studien in der Vererbungslehre gegeben und die Literatur über diesen Gegenstand ist in den letzten 13 Jahren so riesenhaft angeschwollen, daß ich hier nur die allerwichtigsten Literuturangaben besprechen kann. Vor allem müssen wir aber die Prinzipien der MENDELschen Lehre genau kennen lernen.

Die MENDELsche Lehre läßt sich in drei Regeln teilen: a) Dominanzregel oder Prävalenzregel (CORRENS) resp. Uniformitätsregel (HÄCKER), b) Spaltungsregel und c) Unabhängigkeitsregel.

a) Dominanzregel (Prävalenz- resp. Uniformitätsregel.

Die Versuche von G. MENDEL bestanden in Kreuzungen von zwei verschiedenen Erbsenrassen, die sich durch eine Reihe von Merkmalen voneinander unterschieden. Die Vererbung dieser verschiedenen Merkmale wurde einzeln in den aufeinander folgenden Generationen untersucht. Seither wurden sehr viele Versuche an Tieren und Pflanzen durchgeführt. Wir werden die Uniformitätsregel an den von CASTLE durchgeführten Kreuzungexperimenten an Meerschweinchen kennen lernen. Der genannte Autor hat zwei Meerschweinchenrassen miteinandér gekreuzt. Diese beiden Stammformen nennen wir die „parentale" Generation oder kurz (nach BATESON) P-Generation. Fig. 311 zeigt die Tiere derjenigen Meerschweinchenrasse, die als Weibchen zu der Kreuzung verwendet wurde. Dieses Weibchen wurde vom Männchen gedeckt, welches in Fig. 312 abgebildet ist. Wir sehen, daß sich die beiden Rassen durch ihre Farbe voneinander unterscheiden; das Weibchen (Fig. 311) ist schwarz, das Männchen (Fig. 312) weiß gefärbt. Solche entgegengesetzte Merkmale bei den zur Kreuzung verwendeten Stammformen werden als „allelomorphe" (BATESON) bezeichnet.

Wie sieht die Nachkommenschaft aus, die dieser Kreuzung ihre Entstehung verdankt? Eine Untersuchung des allelomorphen Merkmales bei den Hybriden oder, anders gesagt, bei der ersten filialen Generation (F_1-Generation - BATESON) ergibt, daß die Hybriden in dieser Hinsicht nicht eine Mittelform zwischen den elterlichen Merk-



Fig. 311.



Fig. 312

Fig. 311. Schwarzes Meerschweinchen ♀ mit Jungen. Nach CASTLE (18).

Fig. 312. Weißes albinotisches Meerschweinchen ♂. Nach CASTLE (18).

malen darstellen, sondern daß die Merkmale eines von den Eltern ein so großes Uebergewicht besitzen, daß es schwierig oder ganz unmöglich ist, an der Hybride die Merkmale des anderen Elternorganismus aufzufinden. Wir haben hier also in bezug auf die erste filiale Generation ein ausgezeichnetes Beispiel der alternativen Vererbungsform, denn der aus der Kreuzung entstandene Organismus wird in bezug auf das allelomorphe Merkmal gleichsam vor eine Alternative gestellt: entweder dem väterlichen oder dem mütterlichen Organismus zu folgen. In unserem Beispiel, wo wir ein schwarzes Meerschweinchenweibchen mit einem weißen Meerschweinchenmännchen kreuzten, ist die ganze Nachkommenschaft, also alle Individuen der F_1-Generation, schwarz, wie man aus Fig. 311 und 313, in der zwei solche Deszendenten abgebildet sind, ersieht. Jenes von beiden allelomorphen Merkmalen, welches in der ersten filialen Generation, also bei den Hybriden auftritt, wird von MENDEL als dominierendes Merkmal bezeichnet. Das andere von den allelomorphen Merkmalen, welches also in der ersten Generation nicht auftritt, resp. nicht so deutlich sichtbar ist, nennt MENDEL rezessives Merkmal. Dieses ist, obschon nicht wahrnehmbar, doch in seiner Anlage nicht verloren gegangen, es bleibt nur in dieser Generation latent. Jedoch die Anlagen der beiden allelomorphen Merkmale sind nur auf die Dauer des vegetativen Lebens vereinigt, und die Eigentümlichkeit dieser Vereinigung liegt darin, daß sich dabei nur eines von den Merkmalen in der Somastruktur äußert. Dieses Merkmal wird, wie oben erwähnt wurde, als dominierend bezeichnet. Daß die Vereinigung der Anlagen nur auf die Dauer des vegetativen Lebens sich erstreckt, davon kann am besten die Untersuchung der nächsten Generation hinsichtlich der allelomorphen Charaktere überzeugen. Dieses Studium ermöglicht gleichzeitig das Verständnis der zweiten MENDELschen Regel.

b) Spaltungsregel.

Wie oben erwähnt, kann die Spaltungsregel an der Untersuchung der Tochtergeneration der Hybriden resp. F_2-Generation in bezug auf die allelomorphen Charaktere bei einzelnen Individuen derselben am besten verstanden werden. Zu diesem Zwecke kehren wir zu unserem oben gewählten Beispiel zurück. Wir haben gesehen, daß wir aus der Kreuzung des schwarzen und weißen Meerschweinchen ganz schwarze Nachkommenschaft erhalten (CASTLE), welche in Fig. 313 in zwei Repräsentanten dargestellt ist. Diese beiden Hybriden werden jetzt gepaart. Fig. 314 stellt die zweite filiale Generation (F_2-Generation) resp. die Tochtergeneration der Hybriden dar. Wir haben hier nämlich 4 Individuen vor uns, deren drei schwarz aussehen, also mit dominierendem Merkmal ausgestattet sind, ein Individuum hingegen sich durch weiße Farbe, demnach durch ein rezessives Merkmal kennzeichnet. Dieses Durchschnittsverhältnis 3 : 1 wird stets in dieser F_2-Generation beobachtet, so daß z. B. MENDEL in seinen Pflanzenkreuzungen konstatieren konnte, daß „unter je vier Pflanzen aus dieser Generation drei den dominierenden und eine den rezessiven Charakter erhalten“ (MENDEL).

Die Erscheinung, daß sich in der F_2-Generation also bei den Nachkommen der Hybriden auch dasjenige Merkmal geäußert hat,

welches in der Hybriden-Generation latent blieb, erklärt Mendel folgendermaßen: Wir haben gesehen, daß in der Hybridengeneration sich die allelomorphen Merkmale der Eltern bloß auf die Dauer des vegetativen Lebens vereinigen, jedoch nur derart, daß sich bei einer solchen Vereinigung nur das dominierende Merkmal äußert. Dagegen findet schon bei der Bildung der Geschlechtszellen bei dieser, also bei der F_1-Generation eine Spaltung, eine Segregation der zwei korrespondierenden Merkmalsanlagen statt. Eine Hälfte der Keimelemente, welche von dem Hybriden produziert sind, enthält die Anlagen des einen allelomorphen Merkmales, also z. B. des dominierenden, in den Keimzellen der anderen Hälfte findet sich die Anlage des anderen korrespondierenden Merkmales also des rezessiven Charakters.

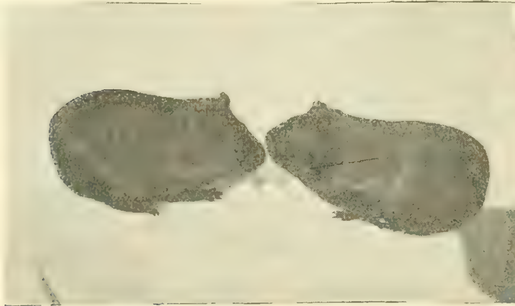


Fig. 313.



Fig. 314.

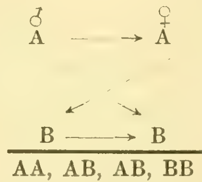
Fig. 313. F_1-Generation der auf Fig. 311 u. 312 abgebildeten Tiere. Nach Castle (18).

Fig. 314. F_2-Generation der auf Fig. 311 u. 312 abgebildeten Meerschweinchen. Nach Castle (18).

Uebertragen wir diese Erklärung auf unser Beispiel: Bei der Kreuzung von zwei Meerschweinchenrassen (der schwarzen und der weißen) hat sich bei der F_1-Generation das erste Merkmal als dominierend erwiesen. Deshalb enthielten die Bastarde in ihrer vegetativen Organisation die vereinigten Anlagen der beiden allelomorphen Merkmale (schwarze und weiße Farbe), jedoch der Prävalenz- resp. der Dominanzregel gemäß kann nur die schwarze Farbe zur Geltung kommen. Die Vereinigung der Merkmalsanlagen erstreckt sich jedoch nur auf die Dauer des vegetativen Lebens. Es beginnt sodann das Geschlechtsleben, also die Bildung der Gameten. Diese Periode ist durch die Spaltung der bisher vereinigten Merkmalsanlagen charakterisiert. Jeder Komplex der vereinigten Anlagen spaltet sich in zwei ursprüngliche Kategorien — in der einen Gruppe der Geschlechtselemente (sowohl der Eier als Samenfäden) sind nur die Anlagen der schwarzen Farbe enthalten, die andere Gruppe be-

sitzt die Anlagen des zweiten allelomorphen Merkmales, also in unserem Fall der weißen Farbe. Von nun an haben wir es also mit Reinheit der Gameten zu tun.

Und jetzt kopulieren diese Hybriden, resp. ihre „reinen Gameten" miteinander, um Zygoten zu erzeugen, aus denen die F_2-Generation sich entwickeln soll. Betrachten wir näher den Verlauf dieses Prozesses: Mit A bezeichnen wir diejenigen Geschlechtselemente (Gameten, also Eier und Spormatozoen), welche das dominierende Merkmal, in unserem Beispiel die schwarze Farbe, repräsentieren, mit B Gameten (also Eier und Samenzellen), welche die Anlagen des rezessiven Merkmales enthalten, also in unserem Beispiel die Anlagen der weißen Farbe. Nach der oben auseinandergesetzten Spaltungsregel produzieren also die Hybriden 50 Proz. A und 50 Proz. B-Geschlechtselemente (Gameten). Bei der Kopulation derselben sind also im Aufbau der Zygoten folgende Kombinationen möglich: AA, AB, AB, BB, und zwar nach der Formel



Ganz deutlich illustriert auch das von Castle in seinem neuesten Buch angegebene Diagramm, wie sich die Gameten resp. Zygoten in zwei aufeinander folgenden Generationen verhalten (Fig. 315).

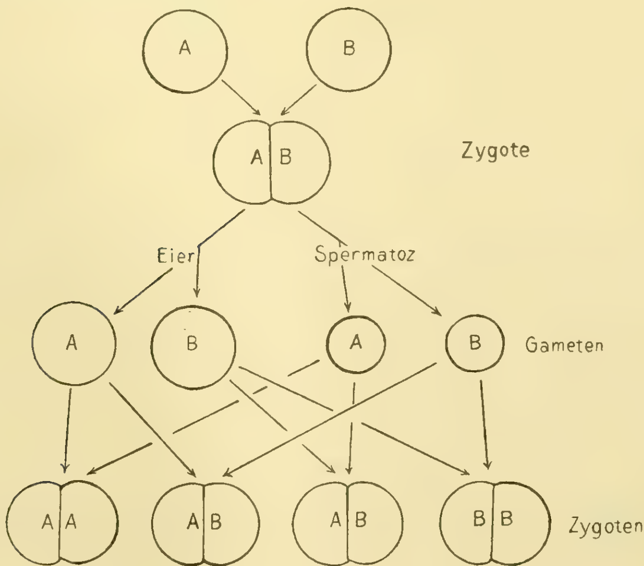


Fig. 315. Diagram zur Illustration der Spaltung von Anlagen in der F_1-Generation. A Anlage des dominierenden, B Anlage des rezessiven Merkmales. Nach Castle (18).

Diejenigen Zygoten, welche durch Vereinigung von gleichartigen Gameten entstanden sind, wurden von Bateson Homozygoten genannt. AA, BB sind also Homozygoten; durch Vereinigung hingegen von oppositionellen, allelomorphe Merkmalsanlagen darstellenden Gameten entstehen die Heterozygoten (Bateson). Die Zygoten AB, BA sind demnach Heterozygoten.

Berücksichtigt man weiter, daß im Sinne der Dominanzregel bei der Vereinigung der allelomorphen oppositionellen Charaktere im vegetativen Leben sich nur dominierende Merkmale äußern, so leuchtet ohne weiteres ein, warum sich das Durchschnittsverhältnis der durch dominierende und durch rezessive Merkmale gekennzeichneten Individuen in der F_2-Generation wie 3 : 1 verhält. Das Individuum, welches sich aus der Homozygote AA entwickelt hat — wird das dominierende Merkmal zur Schau tragen, es wird also ein schwarzes Meerschweinchen sein. Schwarz werden ebenfalls die Tiere sein, die den Heterozygoten ihre Genese verdanken; wir haben also 3 schwarze Meerschweinchen in der F_2-Generation, weiß hingegen wird nur ein Individuum sein, und zwar dasjenige, welches sich aus der Homozygote BB entwickelt hat.

Infolge der Spaltung der Merkmale werden wir aber auf je 4 Individuen der F_2-Generatien 3 schwarze und eines mit weißem Pelz erhalten.

Die Spaltungsregel hat auch in weiter folgenden Generationen, also F_3, F_4, F_5, F_6 usw. ihre Gültigkeit. Paart man also die Individuen einzelner aufeinander folgender Generationen unter sich, so kann man auf Grund der Spaltungsregel das Zahlenverhältnis der mit dominierenden und mit rezessiven Charakteren gekennzeichneten Individuen im voraus bestimmen. Die Geschlechtselemente des Individuums, welches sich durch rezessive Merkmale auszeichnet, werden selbstverständlich gleichartig alle die Anlagen des rezessiven Charakters enthalten. Die aus der Selbstbefruchtung oder aus Kopulation solcher Gameten entstandenen Homozygoten BB werden sich ausschließlich zu Individuen mit rezessiven Charakteren entwickeln. Die Individuen dagegen, welche dominierende Merkmale aufweisen, entstammen, wie aus der früher angegebenen Formel ersichtlich, entweder aus der Kopulation zwischen Gameten A und A oder aus der Kopulation zwischen A und B. Bei der Produktion der Geschlechtselemente produziert das AA-Individuum gleichartige Geschlechtselemente und erzeugt eo ipso Homozygoten, die sich zu rein dominierenden Deszendenten entwickeln; bei dem heterozygotischen A(B)-Individuum tritt wieder die Spaltungsregel in Kraft, und da wird sich also dasselbe Resultat wie in der vorhergehenden Generation ergeben.

Ich gebe hier das dem Werke von Morgan (118) entnommene Diagramm, welches am besten die Zahlenverhältnisse in den einzelnen Generationen veranschaulicht:

(Siehe Diagramm p. 965.)

Aus dem Diagramm erkennt man sofort, daß im Laufe der Generationen die Anzahl der Individuen, welche durch heterozygotische Genese entstanden sind, d. h. beide allelomorphische Merkmale besitzen (obschon sie nur eines von ihnen äußern), immer mehr abnimmt. Dagegen nimmt die Anzahl der Individuen, die sich aus Homozygoten

P-Generation A B

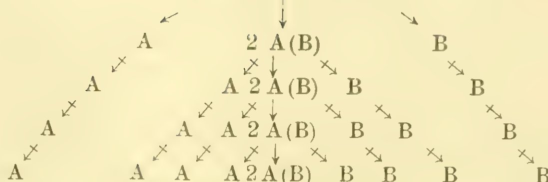
F_1-Generation A(B)

F_2-Generation

F_3-Generation

F_4-Generation

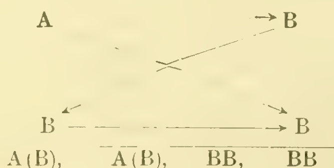
F_5-Generation



entwickeln, sich also durch rein dominierende oder rezessive Merkmale auszeichnen, immer mehr zu.

Als Bestätigung der Spaltungsregel von MENDEL ist nachfolgender Versuch mehrmals ausgeführt worden:

Ein heterozygotischer Bastard vom Typus A(B) d. h. mit auftretenden dominierenden und latenten rezessiven Merkmalen wird mit dem homozygotischen, also z. B. Elternindividuum B gekreuzt. Ist die Spaltungsregel richtig, so muß man erwarten, daß das aus der Zygote A(B) entstandene Individuum zwei Geschlechtszellenarten: A und B, dagegen das andere von den zur Kreuzung verwendeten Exemplaren, welches aus der Homozygote BB entstanden ist, nur gleichartige Keimzellen B produziert. Diese Kreuzung, die man in der Bastardlehre als Rückkreuzung bezeichnet, erfolgt also nach der Formel:



In Anbetracht des Prinzips, daß bei vereinigten Merkmalsanlagen sich nur das dominierende bemerkbar macht, muß man erwarten, daß sich im Kreuzungsresultat das Verhältnis zwischen den rein rezessiven und den Bastarden mit dem sich äußernden dominierenden Charakter wie 2 : 2 gestalten muß.

Das Experimentresultat hat diese Erwartungen vollkommen bestätigt. Sehr schön sind in dieser Hinsicht die Resultate, welche TOYAMA (176) in seinen Kreuzungsversuchen an Seidenwürmern erhalten hat, und zwar in der Kreuzung der japanischen weißen Rasse „Divoltine“ mit der gelben französischen „Yal“. Bei dieser Kreuzung erhielt TOYAMA Bastarde, die in der F_1-Generation alle ohne Ausnahme gelbliche Kokons erzeugten. In der F_2-Generation wurden 75,3 Proz. Individuen mit gelben und 24,7 Proz. mit weißen Kokons vorgefunden. Eine Rückkreuzung der gelben Individuen aus der F_2-Generation mit einem großelterlichen weißen Individuum (P-Generation) ergab TOYAMA in zwei Experimentserien folgende Resultate:

	absolute Zahl der Individuen	die Zahl der weißen Exemplare	die Zahl der gelben Exemplare
I. Serie	291	143 = 48,97 Proz.	149 = 51,03 Proz.
II. „	465	216 = 46,47 „	249 = 53,53 „

In diesen Ergebnissen haben wir also eine sehr schöne Bestätigung der Mendelschen Spaltungsregel.

c) Unabhängigkeitsregel.

In den bisherigen Betrachtungen haben wir stets nur ein Merkmal berücksichtigt, durch welches sich die zur Kreuzung verwendeten Tiere oder Pflanzen voneinander unterschieden. Es ist selbstverständlich, daß ein solcher Fall nur sehr selten in der Natur und auch überhaupt in den Kreuzungserscheinungen vorkommt; am häufigsten unterscheiden sich die elterlichen Organismen durch eine Reihe von Merkmalen voneinander. Nun drängt sich gleich die Frage auf, wie sich die Verhältnisse in Anbetracht der alternativen Vererbung hinsichtlich zahlreicher allelomorpher Merkmale bei den Nachkommen gestalten werden. Vererben sich alle diejenigen Merkmale, die den Vater oder die Mutter gekennzeichnet haben, in einem einheitlichen Komplex, oder sind sie voneinander bei dem Vererbungs-



FIG. 316.



FIG. 317.



FIG. 318.

Fig. 316—318. Kombination der Merkmale in der Meerschweinchenkreuzung. Nach Castle.

Fig. 316. Kurzhaariges, glattes, schwarzes Meerschweinchen (Red English) ♀.

Fig. 317. Kurz- und rauhhaariges albinotisches (White Abyssinian) Meerschweinchen ♂.

Fig. 318. Eine neue Kombination der Farbe und Beschaffenheit der Haare, die durch Kreuzung der in Fig. 316 u. 317 abgebildeten Tiere entstehen kann.

prozeß unabhängig? Schon die Experimente von MENDEL haben die völlige Unabhängigkeit der Merkmale voneinander bei der Vererbung auf die Deszendenten nachgewiesen. In diesen klassischen Untersuchungen von MENDEL unterschieden sich die zur Kreuzung verwendeten Erbsenrassen durch folgende Merkmale voneinander: 1) Gestalt der reifen Samenform, 2) Färbung des Samenalbumens, 3) Farbe der Samenschale, 4) Form der reifen Hülse, 5) Färbung der unreifen Hülse, des Stengels, der Blattrippen und des Kelches, 6) Verteilung der Blüten am Stengel, 7) Längenmaße der größeren Achse.

Es zeigte sich, daß gleich bei den Hybriden (F_1-Generation) ein Teil der oben aufgezählten Charaktere sich als dominierend, ein Teil wieder als rezessiv erwies. In den weiteren Generationen verhielten sich die Merkmale in der Vererbung ganz unabhängig voneinander, und zwar folgte jedes von den Merkmalen auch weiter den oben besprochenen Regeln, je nachdem es dominierend oder rezessiv in der F_1-Generation auftrat.

Sehr schön kann die Unabhängigkeit der Vererbung einzelner Merkmale auf Grund der interessanten Versuche illustriert werden, welche von CASTLE an Meerschweinchen angestellt wurden. Ich entnehme dem Buche von CASTLE Fig. 316—318. Die erste und zweite von diesen Abbildungen stellen zwei Meerschweinchenrassen dar, die sich durch zwei verschiedene, in die Augen springende Merkmale voneinander unterscheiden: die Farbe und das Verhalten der Haare. Das in Fig. 316 abgebildete Tier ist schwarz und glatt, das in Fig. 317 dargestellte Meerschweinchen ist weiß und kraushaarig. Diese zwei Rassen, welche die Stammgeneration (P-Generation) bilden, wurden gekreuzt, und daraus resultierte die F_1-Generation, die wir in Fig. 318 abbilden. Wir sehen hier, daß das Tier schwarz und gleichzeitig kraushaarig ist. Daraus ergibt sich, daß die schwarze Farbe des einen Tieres dominiert, von demselben Tier aber die Glattheit des Haares als rezessives Merkmal auftritt; hingegen ist die weiße Farbe des anderen Elters rezessiv, während die Krausigkeit dominierend ist. Daraus ergibt sich, daß die Art der Pigmentierung, Länge und Richtung der Haare in bezug auf die Vererbung keinen einheitlichen Komplex bilden, sondern voneinander in dieser Hinsicht vollkommen unabhängig sind.

d) Ergänzungen und Erweiterungen der MENDELschen Regeln.

Die von MENDEL selbst weitergeführte Arbeit, besonders aber die nach Wiederentdeckung seiner Publikation in zahlreichen Instituten und wissenschaftlichen Züchtungsstationen auf diesem Gebiete angeregten Forschungen haben viele neue Tatsachen zutage gefördert, welche mannigfaltige Ergänzungen und Erweiterungen der MENDELschen Regeln ergeben haben.

I. Was die Dominanzregel anbelangt, so wurde schon von MENDEL eine gewisse Erweiterung in dieser Hinsicht als notwendig zugestanden. CORRENS (32) schreibt darüber: „Weitere Untersuchungen haben, wie seine Briefe zeigen, MENDEL gelehrt, daß nicht immer in dem Anlagenpaar eine Anlage über die andere dominiert, und wir kennen jetzt eine vollkommene Abstufung von den Fällen, wo die eine Anlage die andere wirklich vollkommen am Sichtbarwerden ver-

hindert, bis zu den Fällen, wo der Bastard eine genaue Mittelstellung zeigt, also beide Anlagen sich gleich stark äußern."

1) Beachtenswert in dieser Beziehung sind die Kreuzungsversuche, welche von Davenport (38) und Bateson (4—6) an Hühnern ausgeführt wurden. In den Experimenten Davenports wurde die schwarze Minorkarasse, die sich durch einfachen Kamm auszeichnet, mit der polnischen schwarzen Rasse mit weißem Federbusch gekreuzt. Die Resultate bezüglich der Vererbung des Federbusches in der F_1- und F_2-Generation standen den nach Mendels Regeln erwarteten Ergebnissen am nächsten. Der Federbusch erwies sich als ein dominierendes Merkmal, er war jedoch reduziert, so daß sich der Einfluß des anderen allelomorphen Merkmales zweifellos konstatieren ließ. Die Dominanz ist hier demnach unvollkommen, so daß man feststellen kann, daß bei Vereinigung der allelomorphen Merkmale zwar das dominierende prävaliert, das rezessive sich aber schon in der F_1-Generation geltend macht. Diese unvollkommene Dominanz wurde von Davenport auch gelegentlich der erblichen Uebertragung auch anderer Eigenschaften beobachtet.

Diese Fälle bilden natürlich eine gewisse Annäherung des alternativen Vererbungstypus an die gemischte Vererbungsform, obschon selbstverständlich die Zahlenverhältnisse in der F_2-Generation und die Spaltungserscheinung doch als Kriterium zur Unterscheidung dieser zwei Typen gelten können.

2) Die Bastarde in der F_1-Generation können in bestimmten Fällen ganz ausgesprochen den intermediären Charakter zwischen den beiden allelomorphen Merkmalen der P-Generation zur Schau tragen,

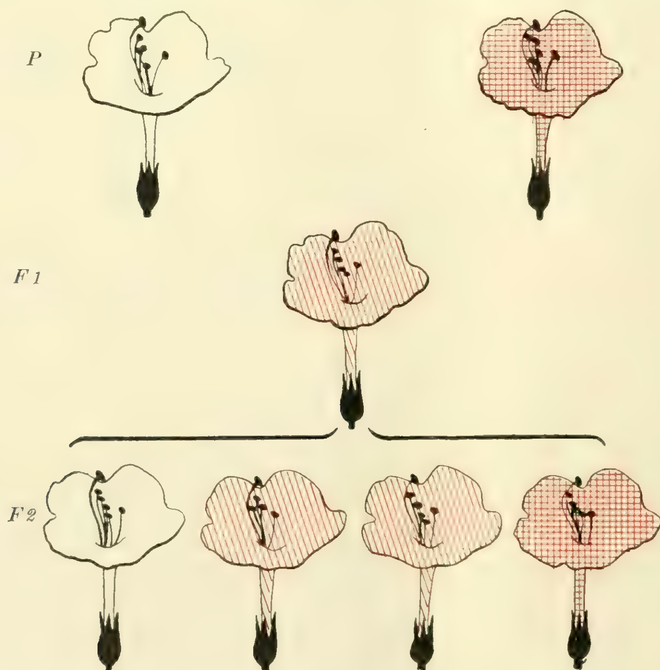


Fig. 319. *Mirabilis Jalapa alba* und *rosea* mit den Eltern, zwei Generationen. Schematisiert. Nach Correns (32).

was besonders deutlich in manchen Kreuzungskombinationen bei den Pflanzen zutage tritt.

Aus den Versuchen von CORRENS (32) ist bekannt, daß eine weißblühende Rasse von *Mirabilis Jalapa* (Fig. 319) in der Kreuzung mit einer rotblühenden Rasse in der F_1-Generation Bastarde mit Rosablüten (Fig. 319) ergibt. In der F_2-Generation tritt, wie Fig. 319 zeigt, die Spaltung in den nach MENDELscher Regel erwarteten Zahlenverhältnissen auf.

3) Die Dominanz eines gewissen Merkmales ist in manchen Fällen relativ, d. h. ein Merkmal A erweist sich als dominierend, z. B. dem B gegenüber, dasselbe Merkmal A jedoch kann dem anderen Merkmal, z. B. dem C gegenüber, rezessiv erscheinen.

Die Arbeit von J. MC CRACKEN (108) bei den Kreuzungen von *Melasoma scripta* illustriert dieses Prinzip der Dominanzrelativität. Fig. 320 stellt diesen kalifornischen Blattkäfer dar, und zwar

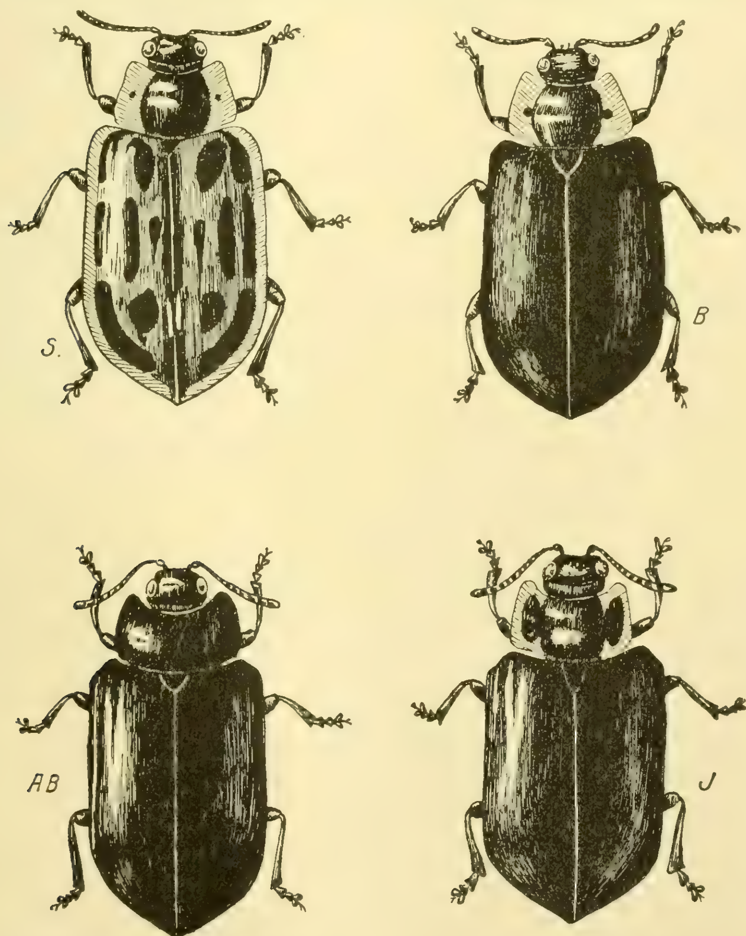


Fig. 320. Farbenrassen von *Melasoma scripta* (FABR.), einem kalifornischen Blattkäfer nach MC CRACKEN, 1907 S gelbe Flügeldecken mit 7 schwarzen Flecken. Außenrand rot (= schraffiert). B schwarz, nur der Rand des Halsschildes rot. AB ganz schwarz. J Intermediärform zwischen B und AB, bei welcher der schwarze Fleck des Halsschildrandes sehr vergrößert ist. Nach MC CRACKEN aus PLATE.

ist mit S die Form mit gelben Flügeldecken mit 7 schwarzen Flecken und rotem Außenrand an den Flügeldecken bezeichnet. Die Form B hat schwarze Flügeldecken und roten Halsschild. Unter den aus der Kreuzung resultierenden Bastarden erscheint die ganz schwarze Form (AB) nur ganz selten. Als nun gelegentlich in den Kulturen die intermediäre Form (S) auftrat, stellte Mc Cracken (108) fest, daß B gegenüber S rezessiv ist, gegenüber AB dagegen dominiert.

4) Bedeutsam ist auch die Dauer des Dominierens im vegetativen Leben der Bastarde. Wir haben bereits oben bemerkt, daß in den Organismen, die aus den Zygoten mit vereinigten Anlagen von allelomorphen Charakteren entstanden sind, das dominierende Merkmal für die Dauer des vegetativen Lebens sich äußert. In dieser Hinsicht wurden jedoch auch Einschränkungen konstatiert. Einen solchen Fall hat z. B. Lang beobachtet. Er hat nämlich festgestellt, daß in gewissen seltenen Fällen der Kreuzung bei den Schnecken (*Helix*) mit gelben und roten Gehäusen zuerst die gelbe Farbe des Gehäuses dominiert, um später im Laufe des Wachstums der Schale gegen Rot zu unterliegen (Lang, 104, p. 77). Aus der Arbeit von Tischler und Cannon ist bekannt, daß solche Erscheinungen auch bei Pflanzen vorkommen können.

5) Sehr interessant ist ferner der Zusammenhang, welcher zwischen dem Dominieren resp. der Rezessivität und dem Geschlecht der Nachkommenschaft sich erweist. Eine solche Erscheinung wurde von L. Doncaster (40) bei der Haarfarbenvererbung festgestellt. Eine schwarze Katzenrasse ergab nach Kreuzung mit einer gelben in den von Doncaster angestellten Versuchen in der F_1-Generation Individuen, die je nach ihrem Geschlecht eine schwarzgelbe oder gelbe Haarfarbe als dominierend zeigten. In dieser Generation waren nämlich alle Männchen gelb, die Weibchen hingegen schwarzgelb gescheckt. Im männlichen Geschlecht also erweist sich die gelbe Farbe als dominierend, im weiblichen traten die beiden allelomorphen Charaktere nebeneinander auf. Die F_2-Generation zeigte dagegen, daß hier in der Tat die alternative Mendelsche Vererbungsform vorlag, da die Spaltung in ausgesprochener Weise auftrat.

Auch die Versuche T. B. Woods (191) zeigen einen ähnlichen Zusammenhang zwischen der Dominanz und dem Geschlecht; bei der Kreuzung der gehörnten Dorsetrasse von Schafen mit der in beiden Geschlechtern hornlosen Suffolkrasse fand man, daß die Hörner im männlichen Geschlecht dominieren, im weiblichen rezessiv sind.

Baur (8) hebt in seinem Buche hervor, daß diese Erscheinung des Zusammenhanges zwischen der Dominanz und dem Geschlecht wahrscheinlich der Tatsache zugrunde liegt, daß sich die Farbenblindheit oder Hämophilie nur bei einem Geschlecht vererbt.

Wir werden noch diese Erscheinung der Korrelation des Geschlechtes mit dem Auftreten anderer Charaktere in einem der späteren Kapitel näher besprechen.

6) Von größter Wichtigkeit ist endlich die Ergänzung der Mendelschen Regeln in kausaler Richtung, nämlich die Beantwortung der Frage, von welchen Faktoren das Dominieren oder die Rezessivität im Auftreten der Merkmale abhängt. Es wäre entweder anzunehmen, daß hier einzig und allein die innere Disposition der Geschlechtselemente maßgebend, oder aber daß diese Erscheinung durch den Einfluß äußerer Faktoren bedingt ist. In neuerer Zeit ist Tower (176) in seinen gründlichen Studien über *Leptinotarsa* diesem Problem näher getreten. *Leptinotarsa*

signaticollis, L. undecimlineata und *L. diversa* unterscheiden sich durch die Farbe ihrer Elytren und durch bestimmte larvale Charaktere voneinander. Nun kreuzt TOWER diese Arten miteinander unter verschiedenen äußeren Bedingungen, welche während oder nach dem Befruchtungsprozeß auf die Untersuchungstiere einwirkten. Die Versuchstiere wurden stets in gleicher Weise ernährt, man variierte nur in den einzelnen Serien die Temperatur und Feuchtigkeit, und es wurde gefunden, daß durch diese Aenderung der Versuchsbedingungen das Dominieren resp. die Rezessivität einzelner Merkmale reguliert werden konnte. TOWER ist also der Ansicht, daß die Rezessivität oder das Dominieren der Merkmale von der Kombination von zwei Faktoren abhängig ist: erstens von der Natur der an der Kreuzung teilnehmenden Keimmaterie, ferner von den gleichzeitig einwirkenden äußeren Faktoren. Hauptsächlich handelt es sich dabei um die Farbenmerkmale, welche am besten dem alternativen (MENDELschen) Vererbungstypus folgen.

II. Zu der Spaltungsregel hat die neue Literatur ebenfalls bedeutsame Beiträge geliefert. Wie bereits aus dem Kapitel über die Spaltungsregeln bekannt ist, äußert sich die Gametenspaltung in dem Auftreten reiner Merkmale in der F_2-Generation, auch wenn die Dominanz in der F_1-Generation unvollkommen war, und besonders in dem Auftreten dieser Charaktere in einem genau bestimmten Zahlenverhältnisse bei den Individuen dieser F_2-Generation.

Nun machte MORGAN (118) darauf aufmerksam, daß man in gewissen Fällen von Unreinheit der Gameten sprechen darf. Diese Erscheinung soll sich darin äußern, daß die Individuen der F_2-Generation nicht in vollkommener Reinheit die allelomorphe Eigenschaft zeigen, sondern daß sich an ihr der Einfluß des korrespondierenden Charakters doch bemerkbar macht. Bei der Kreuzung zwischen der weiß- und rotblühenden Levkojenrasse soll die Spaltung in diese Merkmale bei der Unreinheit der Gameten nicht genau genug durchgeführt worden sein und soll sich darin äußern, daß man in der F_2-Generation bei weißblühenden Bastarden doch einen Stich ins Rote wahrnehmen kann. Die Gameten seien in diesem Fall gleichsam infiziert worden durch die Anlagen der korrespondierenden Merkmale.

Die Anschauung MORGANS wird jedoch von vielen Autoren nicht anerkannt. BAUR (8, p. 133) behauptet z. B.: „Fälle von unreiner Spaltung, die sicher das sind, was der Name sagt, kennen wir nicht."

Wichtiger sind andere Erscheinungen, welche sich in einem anderen Zahlenverhältnisse in der erblichen Uebertragung der Merkmale der P-Generation auf einzelne Individuen der F_2-Generation geltend machen.

Gegenwärtig haben wir in der Literatur eine ganze Reihe von solchen Beispielen. Wir wissen, daß nach MENDELS Spaltungsregel in der F_2-Generation das Verhältnis der Individuen mit dominierenden zu den Exemplaren mit rezessiven Merkmalen wie 3 : 1 sein soll. Als nun HURST und BATESON wildgraue Kaninchen mit Albinos kreuzten, wurde in der F_1-Generation nur graue Nachkommenschaft erzeugt. In der F_2-Generation gestaltete sich das Verhältnis der grauen zu den albinotischen nicht, wie nach MENDELS Spaltungsregel zu erwarten war, wie 3 : 1, sondern es wurden graue, schwarze und albinotische Kaninchen geboren, und zwar im folgenden Verhältnis: 9 graue, 3 schwarze, 4 Albinos. Scheinbar kommt hier demnach ein neues Merkmal zum Vorschein.

Ein anderes Beispiel aus dem Gebiete der Pflanzenhybridation ist in neuerer Zeit von Nilsson-Ehle (125, 126) veröffentlicht worden. Er kreuzte eine schwarzspelzige Hafersorte mit einer weißspelzigen und erhielt in der F_1-Generation nur schwarzspelzige Samen, jedoch in der F_2-Generation entsprach das Zahlenverhältnis der dominierenden und der rezessiven Individuen nicht der Mendelschen Spaltungsregel, sondern es befanden sich unter den 560 F_2-Individuen 418 schwarz-, 106 grau- und 36 weißspelzige, das Verhältnis gestaltete sich wie 12 : 3 : 1.

In den beiden hier zitierten Beispielen, deren Anzahl durch die Angaben von Cuénot (36), Castle (18), Bateson (7), Lang (104 b, c), Correns (32), Baur (8) u. a. noch bedeutend vergrößert werden könnte, liegt die Vermutung nahe, daß wir es hier wieder mit einer vom Mendelschen Typus recht abweichenden Vererbungsform zu tun haben. Eine genaue Analyse solcher Fälle gestattet jedoch, besonders im Lichte der Hilfshypothese von Cuénot (36), die gegenwärtig fast allgemein angenommen wird, auch diese Kreuzungsresultate auf die alternative Vererbungsform von Mendel zurückzuführen. Cuénot stellte nämlich die Vermutung auf, daß zur Aeußerung eines Merkmales, besonders aber einer Farbe bei den Nachkommenindividuen das Zusammentreten von zwei Merkmalsanlagen erforderlich ist. Es ist also zum erblichen Hervortreten einer Farbe nicht nur das Vorhandensein der diesbezüglichen Anlage nötig, sondern es muß gleichzeitig in der Zygote, aus der sich das betreffende Individuum entwickeln soll, noch die Anlage eines anderen Faktors enthalten sein, eines besonderen Färbungsbestimmers oder Chromogens. Das Zusammenwirken dieser beiden Anlagen kann erst die Aeußerung des gegebenen Merkmals zur Folge haben. Ob ein Merkmal also dominierend oder rezessiv sein soll, das hängt von dem Vorhandensein oder dem Fehlen der betreffenden Faktoren ab. Das wird gewöhnlich durch bestimmte konventionelle Formeln ausgedrückt, welche auch das Verständnis der Zahlenverhältnisse in der F_2-Generation ermöglichen.

Wir bleiben bei unseren oben angeführten Beispielen: Wir haben gesehen, daß aus der Kreuzung wildgrauer Kaninchen mit Albinosexemplaren die graue Nachkommenschaft der F_1-Generation geboren wurde. Offenbar ist die graue Farbe dominierend. In der F_2-Generation wurde aber eine Serie von Nachkommen geworfen, in denen sich graue, schwarze und Albinoskaninchen im Verhältnisse 9 : 3 : 4 fanden. Wie kann man diese Erscheinung erklären? Man nimmt an, daß die grauen Kaninchen der P-Generation gewissermaßen doppelt gefärbt sind. Sie enthalten nämlich neben der wahrnehmbaren grauen Farbe noch latent, kryptomer (Tschermak) auch die schwarze. In der F_1-Generation sind zwei Paare von allelomorphen Merkmalen auf die Dauer des vegetativen Lebens vereinigt:

Dominiert das Paar: 1. Chromogen C,
2. Graubestimmer G,

so bleiben rezessiv die Faktoren:
1. Albinismus A,
2. Schwarzbestimmer N.

Mit dem Beginn des Sexuallebens spalten sich diese Faktoren in einzelne Gametensorten, und zwar sowohl im weiblichen als auch im männlichen Geschlecht: demnach müssen viererlei Eier- und Spermatozoensorten gebildet werden[1]):

♂	♀
CG	CG
CN	CN
AG	AG
AN	AN

Aus den Kombinationen, die jetzt bei der Befruchtung möglich sind, wird der äußere Fabeneffekt am Tiere davon abhängen, ob in der aus den Gameten zusammengesetzten Zygote das Chromogen vorhanden ist. Bei dem Vorhandensein von zwei Farbenbestimmern wird sich die dominante Farbe äußern. Es sind hier folgende Kombinationen möglich:

CG × CG = grau	AG × CG = grau
CG × CN = grau	AG × CN = grau
CG × AG = grau	AG × AG = Albino
CG × AN = grau	AG × AN = Albino
CN × CG = grau	AN × CG = grau
CN × CN = schwarz	AN × CN = schwarz
CN × AG = grau	AN × AG = Albino
CN × AN = schwarz	AN × AN = Albino

Es leuchtet also ein, daß sich das Verhältnis der grauen : schwarzen : Albinos = 9 : 3 : 4 gestalten wird, was sich, wie gesagt wurde, eben aus den Kreuzungsversuchen ergibt.

Das zweite von uns hier angeführte Beispiel, welches ich der berühmten Arbeit von Nilsson-Ehle entnommen habe, läßt sich ebenfalls durch die Annahme auf die Mendelsche Vererbungsform zurückführen, wenn man die schwarzspelzige Hafersorte als doppelt gefärbt (schwarz und latent grau) betrachtet und in der F_2-Generation die Spaltung wie in den Polyhybriden annimmt.

Bei solchen doppelten Färbungen, die sich sodann durch Spaltung nachweisen lassen, sprechen wir von epistatischen (wahrnehmbaren) und hypostatischen (latent bleibenden) Merkmale.

Das Wesen der Erklärung liegt jedoch in der Faktorenhypothese, nach welcher die Aeußerung eines Merkmales nicht nur durch das Vorhandensein einer bestimmten Anlage (hier Farbenbestimmer G oder N), sondern auch noch durch die Anwesenheit eines zweiten Faktors (hier Chromogen C) bedingt ist.

Aus den Arbeiten von Correns, Castle, Bateson (4—6), seinen Mitarbeitern und Mitarbeiterinnen u. a. sind noch die verschiedensten Modifikationen in Zahlenverhältnissen der F_2-Generation bekannt, welche ihren Ursprung in dem verschiedenen Verhalten der Faktoren (Verkoppelung, Abstoßung usw.) haben sollen. Auf diese Punkte, welche eigentlich zu der Bastardlehre gehören, kann ich hier nicht eingehen und verweise auf Originalarbeiten und spezielle Sammelreferate. A. Lang (104 b) hat die Hypothese von Nilsson-Ehle und Cuénot nach welcher ein und dasselbe Merkmal nicht bloß durch ein Gen, sondern durch zwei, drei oder mehr selbständig mendelnde Gene bedingt sein kann als Polymeriehypothese bezeichnet und nachgewiesen, daß man viele Fälle scheinbar intermediärer Vererbung mit Hilfe dieser Hypothese auf den alternativen Vererbungstypus zurückführen kann. Ich kann die sehr interessante Deduktion von Lang leider nicht wiedergeben, verweise aber auf seine sehr lesenswerte und leicht verständliche Darstellung (vgl. besonders Lang, 104 b, p. 112—124).

III. Auch die Unabhängigkeitsregel muß durch einige Bemerkungen ergänzt werden. In manchen Fällen ist die Merkmalsselbständigkeit durch die Korrelationserscheinungen etwas mehr eingeschränkt. So haben W. BATESON und E. R. SAUNDERS (4, p. 81) bei den Kreuzungsversuchen mit *Matthiola* festgestellt, daß sich die Samenfarbe mit gewissen anderen Eigenschaften der Haare zusammen vererbt. Auch nach Angaben von C. CORRENS (32) gibt es Fälle, wo „Merkmale sich wie eins vererben, ‚verkoppelt' oder konjugiert sind, obwohl für jedes sicher eine eigene Anlage vorhanden ist. So wird bei gewissen Levkojensorten eine bestimmte Blütenfarbe zusammen mit einer bestimmten Beschaffenheit der Blätter — kahl oder behaart — überliefert, während bei anderen Levkojensippen diese Merkmale voneinander unabhängig sind".

Auch W. HAACKE (62), welcher in seinen Kreuzungsversuchen an Mäusen die Unabhängigkeit einzelner Charaktere bezüglich der Vererbung festgestellt hat, weist darauf hin, daß viele Eigenschaften sich immer Hand in Hand mit anderen vererben, Gruppen bilden, deren jede sich unabhängig von anderen Gruppen und von den nicht zu Gruppen verbundenen Eigenschaften vererbt. HAACKE hat diese wichtige Tatsache ausführlich besprochen und mit vollkommenem Recht ihre Bedeutung für die Rassengestaltung hervorgehoben.

Was ich im vorhergehenden über gewisse Abweichungen vom MENDELschen Vererbungstypus gesagt habe, konnte hier nur durch eine kleine Reihe von Beispielen illustriert werden; ich verweise den Leser, der sich über diesen Gegenstand näher unterrichten will, auf die Werke von BAUR (8) und PLATE (137) die vielleicht die erschöpfendste Zusammenstellung der diesbezüglichen Tatsachen enthalten; für uns handelt es sich lediglich um allgemeinste Orientierung auf diesem Forschungsgebiete.

e) Geschlecht und Geschlechtsmerkmale als Vererbungserscheinung.

Die das Geschlecht bedingenden Momente habe ich bereits oben (p. 534—565) besprochen, konnte dort aber die Anwendung der Vererbungsregel auf das Problem der Geschlechtsgenese nicht berücksichtigen; das kann erst jetzt nach kurzer Schilderung der Vererbungsregeln geschehen. Auch hier sollen nur die allerwichtigsten Tatsachen angeführt werden [1]. Da in dem Nachkommen entweder die väterlichen oder die mütterlichen Merkmale sich äußern, so liegt also diesem Prozeß eine Erscheinung zugrunde, welche zu den Phänomenen der alternativen Vererbungsform gerechnet werden kann. Das Geschlechts- und Vererbungsproblem haben jedoch nur dann etwas Gemeinsames, wenn wir die Prädetermination des Geschlechtes in den Sexualelementen annehmen. Berücksichtigt man die neueren Literaturangaben, so kommt man zu der Einsicht, daß eine gewisse Tendenz, männliche oder weibliche Individuen zu produzieren, sicher den Geschlechtselementen inhäriert.

Schon MENDEL erwähnte in seinen Schriften, daß seine Regeln vielleicht für das Problem der Geschlechtsgenese von Bedeutung sein könnten, die Priorität aber, die MENDELschen Regeln auf das Ge-

1) Genaue Daten enthalten die Werke von CORRENS u. GOLDSCHMIDT (35), GOLDSCHMIDT (58), HÄCKER (64).

schlechtsproblem angewendet zu haben, gebührt CASTLE (17). In dieser Hypothese stützt er sich auf zwei Voraussetzungen: 1) daß zwei Arten von Samenfäden, männliche und weibliche, und zwei Arten von Eiern, männliche und weibliche, produziert werden; 2) daß die weiblichen Eier nur mit männlichen Spermatozoen befruchtet werden können und umgekehrt. Bei der Bildung der Gameten soll sich hier stets eine Spaltung vollziehen, bei welcher die eine Hälfte weibliche, die andere männliche Anlagen erhält.

Im Sinne dieser Hypothese wären sowohl Weibchen als Männchen Bastarde — sie sollen als Heterozygoten entstehen.

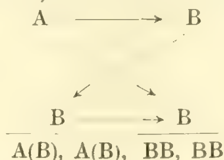
Diese Hypothese, welche die Anregung zu weiteren Forschungen gegeben hat, hat sich jedoch später aus verschiedenen Gründen als unhaltbar erwiesen.

Sehr wichtig für weitere Studien war der von G. SMITH (159) ausgesprochene Gedanke in bezug auf die Natur der beiden Geschlechter. Die Beobachtung dieses Autors, wie verschieden die beiden Geschlechter von *Inachus mauritanicus* sich bei der parasitären Kastration durch *Sacculina* verhalten, hat ihn auf die Vermutung gebracht, daß die Weibchen in bezug auf ihr Geschlecht als homozygotische, die Männchen hingegen als heterozygotische Gebilde aufzufassen sind.

Die gründlichen Forschungen des auf dem Gebiete der Genetik berühmten Botanikers CORRENS, die wir zum Teil bereits kennen gelernt haben (vgl. p. 555 u. 557), ergaben Resultate, die als Ausgangspunkt für die weitere Erforschung dieses Problems dienen können und die er in seiner letzten Arbeit folgendermaßen zusammenfaßt: „Wir haben gesehen, daß nicht nur jedes Geschlecht, sondern auch jede Keimzelle die Fähigkeit besitzt, für die Entfaltung sowohl des männlichen als auch des weiblichen Merkmalkomplexes zu sorgen, daß der Prozeß der Geschlechtsbestimmung in der Unterdrückung des einen Merkmalkomplexes zugunsten des anderen besteht, daß auch die Keimzellen schon eine bestimmte geschlechtliche Tendenz durch Unterdrückung eines Anlagenkomplexes erhalten, daß diese Tendenz aber nicht in einer Sorte Keimzellen, etwa in den Eizellen ganz unabänderlich festgelegt ist oder doch festgelegt zu sein braucht, sondern daß das Geschlecht des Nachkommen erst nach der Befruchtung definitiv bestimmt ist, daß wir auch Anhaltspunkte über die Art der geschlechtlichen Keimzellen besitzen, speziell daß, wenigstens in vielen Fällen, das eine Geschlecht nur einerlei Keimzellen hervorbringen, homogametisch sein dürfte, während das andere zweierlei Keimzellen bilden, heterogametisch sein wird, daß endlich beim Zusammentreffen ungleicher Tendenzen nicht eine Zufallsentscheidung fällt, sondern im allgemeinen ein bestimmter, vorher festgelegter (ererbter) Unterschied in der Stärke der Tendenzen dann das Geschlecht der Nachkommen bestimmt“.

Bei der Anwendung der MENDELschen Regeln auf die modernen Experimente über Geschlechtsgenese hat man das von SMITH zuerst angegebene Prinzip angenommen, daß von den zur Kopulation herangezogenen Geschlechtern das eine homogametisch, das andere heterogametisch ist. Wenn z. B. das Weibchen homozygotisch ist, so ist es eo ipso bei der Gametenproduktion in bezug auf Geschlechtsanlagen homogametisch. Ist hingegen das Männchen heterozygotisch, so produziert es zwei Gametensorten, mit anderen Worten: das Männchen ist heterogametisch.

Erfolgt nun die Kopulation zwischen so beschaffenen Individuen, so hat man es mit einem Fall zu tun, welcher vollständig der von uns auf p. 965 beschriebenen Rückkreuzung entspricht. Als allelomorphe Merkmale treten hier verschiedene Geschlechtstendenzen auf, und bei den Nachkommen müssen sie sich so verhalten, wie sich Merkmale bei der Verbindung eines mendelnden Bastardes mit einem seiner Eltern verhalten (p. 965). Man muß annehmen, daß die eine Tendenz über die andere dominiert, z. B. die männliche (die wir mit A bezeichnen) über die (mit B bezeichnete) weibliche. Eine solche Rückkreuzung vollzieht sich, wie wir gesehen haben, nach der Formel:



woraus ersichtlich ist, daß die Hälfte (50 Proz.) der Individuen rein weiblich wird, die andere Hälfte (50 Proz.) aus heterozygotischen Männchen besteht. Wir werden hier von den Heterozygoten deshalb Männchen erhalten, weil wir angenommen haben, daß das Männliche über das Weibliche dominiert. Die Weibchen entstanden also bei Verbindung gleichartiger Gameten, Männchen bei Vereinigung entgegengesetzt veranlagter Keimzellen.

In späteren Generationen (also F_2, F_3 usw.) wird stets dasselbe quantitative Verhältnis 50 Proz.: 50 Proz. beibehalten.

Wenn das Geschlechtsverhältnis bei verschiedenen Arten nicht 1 : 1 beträgt, so müssen nach Correns außer dem Spaltungs- und Dominationsfaktor noch andere Momente angenommen werden, welche die Quantität der weiblichen und männlichen Individuen regeln.

Die Richtigkeit der hier auseinandergesetzten Anschauungen von Correns bestätigten die von ihm durchgeführten und schon oben (p. 555 ff.) erwähnten Kreuzungsexperimente zwischen der zwittrigen Pflanze *Bryonia alba* und der einhäusigen *Bryonia dioica*. Das Hauptergebnis dieser Versuche war: Bestäubt man das Weibchen der getrenntgeschlechtlichen Pflanze, in diesem Fall *Bryonia dioica*, mit dem Pollen der gemischtgeschlechtlichen, in diesem Fall *Bryonia alba*, so erhält man lauter Weibchen, bestäubt man dagegen die gemischtgeschlechtliche Pflanze mit dem Pollen der getrenntgeschlechtlichen, so erhält man zur Hälfte Männchen, zur Hälfte Weibchen.

Diese Resultate werden klar, wenn man mit Correns annimmt, daß alle weiblichen Keimzellen von *Bryonia dioica* untereinander übereinstimmen, daß sie alle homogametisch sind, während es zwei Arten von männlichen Keimzellen geben muß, die also heterogametisch sind. Die Weibchen sind demnach als Homozygoten, die Männchen als Heterozygoten aufzufassen.

Von Bateson (7), Strasburger (172), R. Hertwig (86) u. a. wurde den Versuchsresultaten auch eine andere Deutung gegeben, ich glaube jedoch, daß eigentlich keine zwingenden Gründe gegen die Correnssche Interpretation seiner Experimente sprechen.

Es ist auch zu beachten, daß wahrscheinlich die für *Bryonia* festgestellten Tendenzen nicht absolut für alle gleich beschaffenen Pflanzenarten Gültigkeit haben werden, was sonst z. B. schon aus den Ver-

suchen von SHULL (154, 155) mit *Melandrium* zu ersehen ist, welcher bei Selbstbestäubung dieser zwittrigen Pflanze nicht immer Zwitter erhielt, und deshalb waren auch die Resultate der Kreuzung solcher Zwitter mit getrenntgeschlechtlichen verschieden von jenen in den *Bryonia*-Versuchen von CORRENS.

Sehr interessant für das Problem des Geschlechtes als einer mendelnden Erscheinung sind diejenigen Experimente, welche mit Kreuzung von getrenntgeschlechtlichen Individuen ausgeführt wurden. Wir haben es hier hauptsächlich mit tierischem Material zu tun und zwar mit Tieren, bei denen das Merkmal „Geschlecht“ mit bestimmten somatischen Merkmalen in korrelativem Verhältnis steht. Wenn bei irgendeinem Individuum z. B. das männliche Geschlecht auftritt, so treten mit diesem Charakter bestimmte Merkmale verkoppelt auf, andere allelomorphe Merkmale hingegen sind wieder untrennbar mit dem weiblichen Geschlecht vereinigt. Dazu gesellt sich noch der Umstand, daß manchmal noch Dimorphismus besonders im weiblichen Geschlechte auftritt.



Fig. 321. *Abraxas grossulariata* (links) und seine Aberration *Lacticolor* (rechts). Nach DONCASTER und RAYNOR aus GOLDSCHMIDT.

Ich kann jedoch nicht umhin, an dieser Stelle zu bemerken, daß das Geschlecht als mendelndes Merkmal sich ebenfalls in der Generationsreihe wie bei der Rückkreuzung (vgl. p. 965) verhalten soll, mit anderen Worten, daß eines von den kopulierenden Individuen alle Kennzeichen des Homozygoten, das andere des Heterozygoten hat.

Wir möchten hier zwei Typen an der Hand von Beispielen illustrieren, den einen, in welchem das Männchen als Homozygot, das Weibchen als Heterozygot auftritt, das andere umgekehrt mit homozygotischem Weibchen und heterozygotischem Männchen.

Wir beginnen mit den Kreuzungsversuchen, welche von L. DONCASTER und G. H. RAYNOR (41) am Schmetterling *Abraxas* (Fig. 321) durchgeführt wurden. Diese Art wurde aus dem Grunde gewählt, weil sie im weiblichen Geschlecht dimorphisch ist: *Abraxas grossulariata* kann männlich oder weiblich sein, *Abraxas lacticolor* ist als eine Varietät der oben erwähnten aufzufassen und tritt in der Natur stets als Weibchen auf.

Wurde *Abr. lacticolor* ♀ mit *Abr. grossulariata* ♂ gekreuzt, so erhielt man nur *Abr. grossulariata*, und zwar zur Hälfte Männchen und Weibchen.

Sowohl dieses Versuchsergebnis, als auch alle anderen, die bald weiter unten zur Besprechung gelangen werden, sind ganz klar, wenn man mit BATESON folgende drei Voraussetzungen macht:

1) Die Farbe (G) von *Abr. grossulariata* dominiert über die Farbe (g) von *Abr. lacticolor*. Wenn sich also ein Heterozygot bei der Kreu-

zung bildet, also Gg, wird er die Merkmale von *Grossulariata* tragen, ein Homozygot von der Zusammensetzung gg entspricht der Form: *lacticolor*.

2) In bezug auf das Geschlecht ist jedes Weibchen heterozygotisch, jedes Männchen homozygotisch. Dominierend ist das weibliche Geschlecht (dieses Merkmal „Weiblichkeit“ kann man mit F bezeichnen), rezessiv ist die Männlichkeit, wir bezeichnen diesen Charakter mit f. Das Weibchen kann demnach durch die Formel Ff, das Männchen (homozygotisch) mit ff ausgedrückt werden.

3) Endlich muß noch das Abstoßungsprinzip angenommen werden, worunter man die Eigentümlichkeit versteht, daß diejenigen Merkmale, welche dominierend sind, einander bei der Gametenspaltung abstoßen. Wir haben gesagt, daß *grossulariata* in bezug auf das Färbungsmerkmal durch die Formel GG oder Gg ausgedrückt werden kann. Wenn wir ein *grossulariata*-Weibchen vor uns haben, und auch in der Formel die Geschlechtsanlagen berücksichtigen wollen, so muß zu der oben erwähnten Bezeichnung noch Ff hinzugefügt werden, da wir es in puncto des Geschlechtes beim weiblichen Individuum mit Heterozygoten zu tun haben. Demnach werden die beiden Gruppen der allelomorphen Eigenschaften: Färbungs- und Geschlechtsmerkmale des *grossulariata*-Weibchens durch die Formel GG Ff ausgedrückt.

Berücksichtigt man die oben angegebenen Voraussetzungen, so stellt sich das Resultat der in Rede stehenden Kreuzung folgendermaßen dar: Es wurde *Abr. lacticolor* ♀ mit *Abr. grossul.* ♂ gekreuzt, also

Abr. lacticolor ♀ gg Ff
Abr. grossul. ♂ GG ff.

Nach der Spaltung entstehen die Gameten von der Zusammensetzung: gF — Gf
und Gf — Gf

Die Kreuzung ergibt in F_1 = gG Ff, GG ff, Gg Ff, Gg ff
gross. ♀ *gross.* ♂ *gross.* ♀ *gross.* ♀.

Kreuzt man die Individuen der F_1-Generation miteinander (also in Inzucht), so erhält man typische Männchen, außerdem aber Weibchen, von denen die eine Hälfte *grossulariata*, die andere *lacticolor* ist.

Das ergibt sich aus der Spaltungsregel bei Berücksichtigung des Abstoßungsprinzipes:

Abr. grossul. ♀ — Gg Ff.
Abr. grossul. ♀ — Gg ff.

Nach der Spaltung der Gameten mit Anwendung des Abstoßungsprinzips erhält man Gameten von der Zusammensetzung:

♀ Gf ⤫ Fg
↓ ↓
und aus ihrer Kopulation ♂ Gf gf

die Zygoten: GG ff, Gg ff, Gg Ff, gg Ff.
gross. ♂ *gross.* ♂ *gross.* ♀ *lactic.* ♀

Bei weiterer Kombination: Männchen der F_1-Generation mit *lacticolor*-Weibchen erhält man Männchen und Weibchen, sowohl von der Varietät *lacticolor* wie auch *grossulariata*, was sich aus denselben oben aufgezählten Voraussetzungen ergibt:

Abr. lactic. ♀ = gg Ff
Abr. gross. ♂ F_1 = Gg ff.

Nach der Spaltung:

gF gf
und aus der Kopulation Gf gf
entstehen Zygoten: Gg Ff, gg ff, gg Ff, Gg ff
gross. ♀ *lact.* ♂ *lactic.* ♀ *gross.* ♀.

Wir sehen also, daß hier durch Kreuzung auch die in der Natur gewöhnlich nicht vorkommenden *lacticolor*-Männchen erzeugt werden.

Wie die oben angeführten Kombinationen lassen sich auch alle anderen, welche DONCASTER und RAYNOR erhalten haben, deduzieren, wenn man nur die oben angeführten drei Voraussetzungen berücksichtigt.

Wir haben gesehen, daß in einer dieser Voraussetzungen der heterozygotische Charakter der weiblichen Individuen angenommen wurde, und da alle Kreuzungskombinationen sich dadurch erklären lassen, so kann auch diese Tatsache als nachgewiesen betrachtet werden. Wir ersehen daraus, daß der Sachverhalt hier dem bei *Bryonia* nachgewiesenen entgegengesetzt ist, da dort das Weibchen homozygotisch, das Männchen heterozygotisch war.

Aehnlich wie bei *Abraxas* sollen sich auch die Verhältnisse bei sog. gegitterten Hühnerrassen gestalten, was aus den Experimenten von SPILLMAN (161), GOODALE (60), besonders aber aus den schön analysierten Forschungen von PEARL und SURFACE (131) hervorgeht. Die letzt erwähnten Autoren kreuzten die Rassen Plymouth Rock (322) und Cornish indiane Game (Fig. 323), von denen sich die erstere, wie aus Fig. 322 ersichtlich ist, durch gegittertes Farbenmuster des Gefieders auszeichnet. Die Kreuzungsversuche mit dem schwarzen Cornish indiane Game ergaben, daß der Gittercharakter in durch das Geschlecht beschränkter Weise erblich ist. Es zeigte sich nämlich:



Fig. 322.



Fig. 323.

Fig. 322. Gegittertes Plymouth Rock ♂. Nach PEARL und SURFACE (131).
Fig. 323. Schwarzes Cornish indiane Game ♀. Nach PEARL und SURFACE (131).



Fig. 324.



Fig. 325.

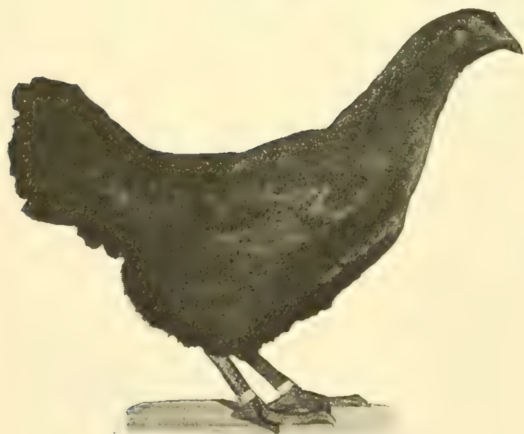


Fig. 326.

Fig. 324. Gegitterter F_1-Bastard ♂. Nach Pearl und Surface (131).

Fig. 325. Gegitterter F_1-Bastard ♀. Nach Pearl und Surface (131).

Fig. 326. Nicht gegitterter F_1-Bastard ♀. Nach Pearl und Surface (131).

1) Aus der Kombination der gegitterten Männchen mit ganz schwarzen Weibchen (Cornish indiane Game) waren sämtliche Nachkommen (von beiden Geschlechtern) gegittert (Fig. 324, 325).

2) Bei der reziproken Kreuzung von denselben Tieren (nicht gegitterte ♂ mit gegitterten ♀) waren alle männlichen Nachkommen gegittert, alle weiblichen nicht gegittert (Fig. 326).

Alle Kreuzungsresultate von Pearl und Surface erscheinen klar, wenn man mit Goodale annimmt, daß der Gitterungs- und Geschlechtsfaktor in korrelativem Zusammenhang stehen, daß also das Weibchen stets als Heterozygot zu betrachten ist und zwar inbezug auf das Geschlecht und eventuell auch auf die Gitterung. Andererseits ist das Männchen immer homozygotisch in puncto des Geschlechtes und kann inbezug auf die Gitterung entweder homo- oder heterozygotisch sein. Es zeigte sich ferner dabei, daß das Gittermuster als ein einheitlicher Charakter vererbt wird und daß die intensivere Pigmentierung über die weniger intensive stets dominiert.

Aber nicht bei allen Tieren entsprechen die Verhältnisse den bisher erkannten Typen, in denen sich der weibliche Charakter als heterozygotisch, der männliche dagegen als homozygotisch erwies. In dieser Hinsicht sind beachtenswert die Untersuchungen von T. H. MORGAN (119—121) mit der Taufliege *Drosophila*, bei der das Weibchen homozygotisch, das Männchen heterozygotisch ist. *Drosophila* zeichnet sich durch rote Augen aus; als in einer Kultur weißäugige männliche Mutanten auftraten, wurden sie von MORGAN zur Kreuzung verwendet.

Aus der Kreuzung eines rotäugigen Weibchens mit einem weißäugigen Männchen resultierten 93 Nachkommen, die alle rotäugig waren. Bei der Inzucht zwischen diesen Nachkommen erhielt MORGAN in der F_2-Generation rotäugige Weibchen und Männchen, wie auch weißäugige Männchen, und zwar:

rotäugige ♀ 302
rotäugige ♂ 179
weißäugige ♂ 110.

Daraus ist zu ersehen, daß in dieser Generation die Männchen- und Weibchenanzahl aproximativ gleich ist (289 : 302).

Die Resultate werden bei Annahme der Voraussetzung verständlich, daß die Rotäugigkeit (R) über die Weißäugigkeit (W) dominiert; im Heterozygoten können wir das durch die Formel Rw ausdrücken; daß weiter die Männlichkeit (M) über die Weiblichkeit (F) dominiert, also im Heterozygoten Mf.

Es wurde hier in der Parentalgeneration ein rotäugiges Weibchen, also RR ff mit einem weißäugigen Männchen ww Mf gepaart. Die Sonderung der Gameten hatte folgende Zusammensetzung derselben zur Folge:

Rf ╲╱ Rf
↓ ╱╲ ↓
wM wf

nach der Kreuzung dieser Gameten bekommt man: Rw Mf, Rw ff, Rw ff, Rw Mf
rot ♂ rot ♀ rot ♀ rot ♂

also, wie wir gesehen haben, lauter rotäugige Exemplare.

Kreuzt man dieselben miteinander, also: Rw mf × Mw ff resp. ihre Gameten:

Rf ╲╱ wM
↓ ╱╲ ↓
Rf wf

so erhält man: RR ff, ww Mf, Rw mf, Rw Mf
rot ♀ weiß ♂ rot ♂ rot ♂

also das Resultat der Kalkulation stimmt vollkommen mit dem Experimentalergebnis.

Ich habe hier bloß ein Beispiel angeführt, welches uns zur Illustration genügen muß, daß bei *Drosophila* das Männchen als Heterozygot, das Weibchen als Homozygot, ähnlich wie bei *Bryonia* (CORRENS), aufzufassen ist.

In diesem Beispiel haben wir auch die vom Geschlecht abhängigen resp. mit ihm verkoppelten Merkmale kennen gelernt. Bei *Drosophila* sind sogar mehrere solche Charaktere vorhanden, doch ist mir in dieser orientierenden Skizze nicht möglich, auf die Hypothesen MORGANS (120, 121), durch welche er diesen gewissen Zusammenhang zu erläutern sucht, näher einzugehen.

5. Falsche Bastarde, Monolepsis, Pseudogamie.

Von den Botanikern wurden Fälle beobachtet, in denen aus der Kreuzung ein Bastard resultiert, welcher nach der Terminologie von de Vries sensu stricto den Namen „einseitiger Bastard" verdient. Millardet (115) hat nämlich durch Kreuzungen verschiedener Erdbeerenarten Bastarde erhalten, welche rein mütterlichen Charakter zur Schau tragen. Sie wurden als falsche Bastarde bezeichnet. Bei falschen Bastarden, wie es Lang (104b) richtig präzisiert, tritt von den allelomorphen Merkmalen jeweils nur das eine (das dominale) bei der Tochtergeneration in die Erscheinung. Diese Form der Vererbung gehört demnach nur scheinbar zum alternativen Vererbungstypus. Hurst (86a, b) hat ähnliche Erscheinungen in der Familie der Orchideen beobachtet. In seinen umfangreichen Experimenten hat Bateson diese Erscheinung als ausnahmsweise hervortretend bezeichnet. Bei der *Matthiola* erhielt er unter 12 abnormen Kreuzungsresultaten 9 falsche Bastarde und fand auch bei Hühnern in bezug auf Kammgestalt dieselbe Erscheinung ausnahmsweise. Bei der Erklärung dieser Erscheinung hebt er hervor: „Solche Phänomene könnten vielleicht als Bestätigung der von Strasburger und Boveri geäußerten Meinung gelten, daß die Befruchtung aus zwei distinkten Vorgängen besteht, der Entwicklungserregung und der Vereinigung der Charakteranlagen in der Zygote" (4, p. 154). Er schlägt für diese Erscheinung den Namen Monolepsis vor, im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Resultat der Hybridisation, für das er die Bezeichnung Amphilepsis empfiehlt.

In einem früheren Kapitel habe ich die Resultate der Forschungen von O. Hertwig mit Radiumwirkung auf die Gameten besprochen und dort hervorgehoben, daß mir die Bezeichnung „falscher Bastard" für die von ihm gewonnenen Hybriden als glücklich erscheint, und daß ich dieselbe für die auf dem Wege der heterogenen Befruchtung produzierten Keime gebrauchte.

Hier ist auch der Ort, um der von Przibram (138) ausgeführten recht instruktiven Experimente Erwähnung zu tun. Diesem Forscher ist es nämlich gelungen, künstlich eine Kreuzung zwischen den Insekten *Mantis religiosa* ♂ und *Sphodromantis bioculata* ♀ herbeizuführen, und zwar indem er Spermatophoren des ersteren in die Kloake der letzteren einführte. Aus den Eikokons schlüpften zwei Junge aus, welche sowohl auf den ersten Blick schon beim Auschlüpfen wie auch bei näherer mikroskopischer Untersuchung ganz der Mutter glichen. An einem Exemplar gelang auch die Aufzucht bis zur Imago, das sich zu einem in nichts von einer grünen *Sphodromantis* unterscheidbaren Exemplar entwickelte. Dieses Männchen wurde mit einem *Sphodromantis*-Weibchen gepaart, und die aus den Eikokons ausgeschlüpften Jungen folgten großenteils in der grünen Farbe ihren Eltern, doch gab es darunter auch olivenfarbene und grünbraune Exemplare; die Färbung vererbte sich also gerade so, wie es Przibram (138) bei einer analogen Kreuzung von reingezogener *Sphodromantis* nachgewiesen hat. Diese Dreiviertelblut-*Sphodromantis* wurden von Przibram weiter in Inzucht geführt und lieferten stets wieder ihnen völlig gleichende, von grünen *Sphodromantis* nicht unterscheidbare Exemplare.

Przibram ist der Meinung, daß hier am wahrscheinlichsten die Annahme sein dürfte, daß fremdartiges Sperma einzig und allein die Entwicklungserregung auslöst, ohne daß die erblichen Anlagen des

Vaters aktiviert werden. PRZIBRAM nennt diesen Prozeß Pseudogamie, das Wesen dieser Erscheinung könnte erst durch zytologische Befruchtungsforschungen aufgedeckt werden; mir erscheint es möglich, daß man hier eine Elimination gewisser Spermakomponenten finden wird, etwa im Sinne der BALTZERschen Eliminationserscheinungen; doch kann dies erst auf Grund spezieller Forschungen aufgeklärt werden.

LANG (104 b) hat bei der Kreuzung von *Tachea hortensis* und *T. nemoralis* einseitige Bastarde erhalten, er glaubt, daß die Erscheinung entweder auf Selbstbefruchtung oder auf normale Parthenogenese, oder endlich auf Pseudogamie zurückführbar ist. Nach BALTZER (3a) handelt es sich wahrscheinlich um Selbstbefruchtung oder Parthenogenese.

Ueber einseitige Bastarde bei Oenotheren vgl. p. 1006—1008.

6. Experimentelle Forschungen zur Aufklärung der Vererbungserscheinungen und ihrer kausalen Momente.

Wir haben in den vorhergehenden Kapiteln die Vererbungserscheinung als solche kennen gelernt und uns mit verschiedenen Merkmalskategorien wie auch mit den Regeln, nach denen sich die Vererbung vollzieht, vertraut gemacht und wollen jetzt noch über Forschungen berichten, die sich mit der Frage befassen, welche Momente als Vermittelung zwischen der elterlichen Generation und den Nachkommen wirken und die Aehnlichkeit der Deszendenten mit den Eltern sichern.

In der modernen Biologie wird die morphologische Formbildung, wie auch die Entfaltung der physiologischen vererbbaren Merkmale in der neu entstehenden Generation nicht nur als echte Neubildung, sondern auch als Aktivierung der im Keime inhärenten Anlagen aufgefaßt. Mit anderen Worten, die meisten Biologen sind überzeugt, daß die Entwicklung nicht nur als Epigenese, sondern auch als Evolution oder Präformation bezeichnet werden muß. Es unterliegt keinem Zweifel, daß diejenige Substanz, welche sich von dem elterlichen Organismus abtrennt und den Ausgangspunkt für die nächste Generation bildet, diese Anlagen der elterlichen Charaktere enthalten muß. Betrachtet man ein einzelliges Protozoen, welches sich in zwei Tochterorganismen teilt, so müssen sich die gesamten Anlagen der ganzen morphologischen Struktur und aller physiologischen Eigenschaften in jedem Teil des elterlichen Organismus, aus welchem sich die Tochterindividuen entwickeln, vorfinden.

Bei der Fortpflanzung durch Knospung enthält die Knospe diese Anlagen; bei der Zeugung durch Sporen, Gemmulen oder Geschlechtselemente müssen durch diese die elterlichen Charaktere sich auf die Nachkommenschaft übertragen.

a) Substanzkontinuität bei der Zellteilung.

Aber nicht nur bei der Fortpflanzung der ganzen Organismenindividuen, sondern auch bei der Vermehrung der Zellen im Metazoenkörper müssen die Eigenschaften der Mutterzelle auf die Tochterelemente übertragen werden. Und wenn wir mit einfacherem Geschehen beginnen wollen, so muß zuerst die Frage ermittelt werden, wie die Uebertragung der elterlichen Eigenschaften auf die Tochterzellen bei einzelligen Organismen resp. bei der Fortpflanzung einzelner Zellen des Metazoenkörpers zustande kommt.

Um den Prozeß der Substanzkontinuität bei einzelnen Zellen zu analysieren, muß besondere Aufmerksamkeit der Zellvermehrung gewidmet werden, besonders dem karyokinetischen Vorgang, welcher bei Zellfortpflanzung am häufigsten auftritt. Die gründliche Analyse des karyokinetischen Prozesses vom Standpunkte des Vererbungsproblems aus verdanken wir Wilhelm Roux (140), dessen Arbeit „Ueber die Bedeutung der Kernteilungsfiguren" den Ausgangspunkt für einen großen Teil der Literatur bildet, welche die Bedeutung der chromatischen Substanz als eines Vererbungsträgers behandelt. Nach der Beschreibung des Verlaufes der Mitose (vgl. p. 514—515) stellt sich Roux die Frage, „wozu dieses ganze weitläufige Formenspiel da ist, welchen Nutzen es für den Endzweck der Teilung des einfachen Kernes in zwei Hälften hat", und kommt nach sorgfältiger Erörterung dieser Frage zu dem Schluß, daß bei der karyokinetischen Sonderung der chromatischen Substanz „irgendeine bestimmte Sonderung auch der Qualitäten" stattfinden muß. Die genaue Halbierung der chromatischen Substanz, wenn mit ihr die mannigfaltigen Qualitäten der Mutterzelle zusammenhängen, liegt im Interesse der gleichen Uebertragung der elterlichen Eigenschaften auf die Tochterzellen. Nun kann dieser Zweck nach Roux um so leichter erreicht werden, „je kleiner die Masse des ganzen Gebildes und je geringer die Anzahl der ihrer Menge nach zu halbierenden Qualitäten ist, weil in beiden Fällen um so leichter eine gleichartige Mischung herstellbar ist und weil dabei jede Qualität mit immer weniger anderen Qualitäten in Berührung kommt".

Bei einem solchen Halbierungsprozeß muß es sich demgemäß nicht nur um Halbierung der Totalmasse eines Substanzgemenges, sondern auch um Halbierung der Masse jeder einzelnen Qualität handeln, was Roux (139a) als qualitative Halbierung bezeichnet. Roux unterscheidet bei jeder Karyokinese 1) primäre Teilung, bei welcher Materialverkleinerung hergestellt wird, und 2) sekundäre Teilung oder Massensonderung, bei der die einzelnen Körner halbiert und jede Hälfte einer bestimmten Seite zugeführt wird.

Alle diese komplizierten Halbierungseinrichtungen betreffen die chromatische Kernsubstanz der Zelle, so daß man eben in bezug auf diese Substanz die Tendenz der möglichst genauen Halbierung feststellen kann. Der Halbierungsprozeß bedingt die genaue Verteilung der chromatischen Substanz auf beide Tochterelemente. Roux glaubt deshalb, daß man aus den sehr komplizierten Kernteilungsvorrichtungen „rückwärts" schließen kann, daß die Substanzkontinuität hauptsächlich den Kernapparat, speziell die chromatische Substanz betrifft, daß in ihr die Mannigfaltigkeit der Qualitäten lokalisiert ist, daß „dagegen der Zelleib in viel höherem Maße durch Wiederholung gleich beschaffener Teilung gebildet wird als der Kern". Die Hauptrolle in dem Prozeß der Halbierung der für die Zelle charakteristischen Qualitäten schreibt also Roux dem Zellkern zu; in scharfsinniger Weise weist er aber darauf hin, daß man sich den Zelleib und den Zellkern als tätige Fabriken von so hoher Kompliziertheit vorstellen muß, „daß man sie nicht einfach in der Mitte auseinanderschneiden kann".

Wie wichtig auch die Erörterungen von Roux und seiner Analyse der Karyokinese ist, so hat dieser Autor doch in seiner Arbeit keinen direkten Beweis geliefert, daß das Chromatin als Vererbungsträger betrachtet werden kann. Um so weniger kann man aus dem Verlauf der Mitose schließen, daß nur der Kernsubstanz diese Bedeutung zu-

kommt und daß das Protoplasma absolut keinen Anteil daran haben kann.

Es muß noch weiter bemerkt werden, daß viele Zellen sich auch amitotisch vermehren können; ja, es können sich in einem und demselben Organismus gewisse Zellgruppen karyokinetisch, andere dagegen amitotisch fortpflanzen. Deshalb erhob sich im Laufe der Vererbungsstudien die Frage, ob diese beiden Kernteilungstypen als gleichwertig zu betrachten sind, ob in der unterbrochenen Reihe aufeinander folgender Zellgenerationen das eine Mal Karyokinese, das andere Mal wiederum Amitose auftreten kann. Flemming (51), Ziegler (193, 194), Ziegler und vom Rath (192) u. a. behaupteten, daß die Amitose stets ein Anzeichen des bevorstehenden Unterganges der Kerne sei. Child (20—23) dagegen, welcher sich mit der Amitose in mehreren Mitteilungen beschäftigt und sie auch in den Geschlechtsdrüsen beobachtete, vertritt die Meinung, daß die Amitose und Karyokinese als gleichwertige Prozesse aufzufassen seien.

Es dürfte aber ein vergebliches Unternehmen sein, wenn man auf Grund deskriptiver Untersuchungen der Lösung dieser Frage naherücken wollte, sondern es muß hier nur der experimentelle Weg beschritten werden. Nathansohn (122) beobachtete z. B. in *Spirogyra*-Zellen bei Behandlung mit verdünnten Aetherlösungen Teilung an Stelle der Karyokinese und faßt diesen Prozeß als Amitose auf; nach Aufhebung der erwähnten Wirkung teilten sich die auf amitotischem Wege entstandenen Zellen weiter karyokinetisch. Die Versuche von Gurwitsch (60a) an zentrifugierten *Triton*-Eiern, die Experimente von J. Bury (16), in welchen die Echinideneier der Temperatur 0° ausgesetzt wurden, scheinen dafür zu sprechen, daß die Amitose unter gewissen Bedingungen der Karyokinese gleichwertig sein kann.

Bei der Beurteilung dieser Experimente muß man jedoch noch berücksichtigen, daß der Verlauf der Karyokinese in vielen Fällen und eben durch Einwirkung äußerer Faktoren stark modifiziert werden kann. Die oben erwähnten von Němec (123) an botanischem Material vorgenommenen Untersuchungen, in denen wachsende Wurzeln chloralisiert wurden, die Studien von Häcker (63) und Schiller (144) an *Cyclops*-Eiern, von Konopacki (103) an mit hypertonischen Lösungen behandelten Echinideneiern ergaben, daß die Karyokinese oft amitoseähnlichen Verlauf nimmt. Ich glaube, daß es am sichersten wäre, bei der Entscheidung der Frage, ob man es in einem gegebenem Fall mit Karyokinese oder Amitose zu tun hat, sich an die vortreffliche Skizze über Mitose von Roux zu halten. Wenn man wirklich die beiden in dieser klassischen Arbeit postulierten Phasen findet, d. i. die primäre Phase der Zerkleinerung des Materials und die sekundäre der Halbierung der Chromatinkörnchen, so unterliegt es keinem Zweifel, daß der Kernteilungstypus karyokinetisch ist. Vermißt man aber diese beiden Stadien der Mitose, so sehe ich keinen Grund, warum wir uns so energisch gegen die Annahme einer Amitose, resp. einer gewissen Häufigkeit der Verbreitung dieses Typus wehren sollen [1]).

Wenn wir am Schlusse dieser Erörterungen uns noch die Frage stellen, welche Bedeutung die Entscheidung der Frage nach der Gleich- oder Ungleichwertigkeit der Karyokinese und der Amitose für das Vererbungsproblem hat, so müssen wir uns an das halten, was

1) Näheres über das Verhältnis der Karyokinese zur Amitose, wie auch eine genauere Analyse des ganzen Problems findet sich im Buche von Godlewski (56, p. 110—123).

wir über die Bedeutung des Chromatins oben gesagt haben: Wäre nämlich einzig und allein die Karyokinese jene Zellteilungsform, welche die Qualitätenverteilung zustande bringt, so könnte das als ein Argument für die Behauptung gelten, daß die Uebertragung der der Zelle eigentümlichen Charaktere nur mit der chromatischen Substanz in Beziehung steht, weil nur das Chromatin allein jenen Zellbestandteil darstellt, welcher bei der Karyokinese genau halbiert zu werden scheint, und nur das Chromatin in seinem Verhalten während der Mitose jenen Bedingungen entspricht, welche von W. Roux als zweckmäßige Einrichtungen für einen exakten Teilungsakt anerkannt worden sind. Aber schon die Protozoenlehre beweist, daß dort die Karyokinese und Amitose als gleichwertige Kernteilungsarten anzusehen sind, und wir haben gesehen, daß auch aus experimentellen Forschungen hervorgeht, daß bei Metazoen die Amitose der indirekten Kernteilung gleichwertig sein kann (ich sage nicht, daß sie es immer ist!). In Anbetracht dessen erscheint die Beweiskraft der Argumentation, welche sich auf die Bedeutung der Karyokinese für den Vererbungsmechanismus stützt, bedeutend geschwächt.

Aber so wie so wäre es nur eine indirekte Beweisführung; direkte Beweise können nur Experimente liefern.

b) Ueber die Lokalisation der „vererbungstragenden“ Substanzen in den Geschlechtselementen.

In meinen allgemeinen Bemerkungen über den Befruchtungsvorgang (vgl. p. 792) habe ich darauf hingewiesen, daß gleichzeitig mit der Anregung zum Entwicklungsprozeß sich auch die Uebertragung der elterlichen Merkmale auf die aus dieser Verschmelzung der Keimzellen hervorgehenden Nachkommen vollzieht. Die Frage nach der Lokalisation derjenigen Substanz, in welcher die gesamten Anlagen der elterlichen Merkmale inhärent sind, wurde schon vielfach diskutiert.

Die in Rede stehende Substanz wird von einigen Autoren als ein Aggregat von Mannigfaltigkeitsanlagen betrachtet, die übrigen hingegen, wie z. B. Driesch, vertreten die Ansicht, daß man in dieser Materie nur Mittel zur Ausführung der dem Ei inhärenten Potenzen zu erblicken habe.

Die Argumente für diese Behauptung sind verschiedenen Forschungsgebieten entnommen:

α) Die Untersuchung des Verlaufes des Befruchtungsvorganges.

M. Nussbaum (127), E. Strasburger (171) und O. Hertwig (76) haben fast gleichzeitig und unabhängig voneinander die These aufgestellt, daß die Träger der erblichen Eigenschaften sich im Spermakern und im Eikern, und zwar im Chromatin dieser beiden Vorkerne befinden. Die Anschauungen dieser Autoren stützen sich hauptsächlich auf celluläre Untersuchungsergebnisse wie auch theoretische Erörterungen. O. Hertwig (78) hat diese Argumente in folgenden Hauptpunkten zusammengestellt:

1) die Aequivalenz der männlichen und der weiblichen Erbmasse;
2) die gleichwertige Verteilung der sich vermehrenden Erbmasse auf die aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Zellen;
3) die Verhütung der Summierung der Erbmasse, wozu bekanntlich die Reduktionsteilungen dienen;
4) die Isotropie des Protoplasmas.

Die drei ersten hier aufgezählten Punkte bilden wirklich Argumente (nicht Beweise) dafür, daß der Kern als Vererbungsträger der Geschlechtselemente zu betrachten ist, bilden aber allerdings absolut keinen Anhaltspunkt für die Behauptung, daß damit ein Kernmonopol in dem Mechanismus der Vererbung anzunehmen ist. In dieser Beziehung stimme ich vollkommen mit R. Fick (45, 46) überein und verweise auf meine an anderen Orten (p. 56) durchgeführte Diskussion.

Was die Isotropie des Ooplasmas betrifft, so kann diese These in Anbetracht der Ergebnisse der Entwicklungsmechanik, in Anbetracht der Arbeiten von Roux (140), Driesch und Morgan, Fischel (47), E. Wilson (185a) und vieler anderer Studien absolut nicht aufrecht erhalten werden.

β) Die Konstanz der Chromosomenanzahl während der Bildung der Geschlechtselemente und im befruchteten Ei.

Die cellulären Studien, besonders die klassischen Forschungen von Th. Boveri (9, 13) an Eiern von *Ascaris* und an Reifungsteilungen der Geschlechtselemente dieses Tieres, ferner die Studien über die cellulären Vorgänge in den Echinidenkeimen wie auch andere von Zoologen und Botanikern durchgeführte Untersuchungen haben Boveri den Anlaß zur Aufstellung des „Grundgesetzes der Zahlenkonstanz“ der Chromosomen gegeben. Nach dieser Regel ist die Zahl der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden chromatischen Elemente direkt und nur davon abhängig, aus wie vielen Elementen dieser Kern aufgebaut wurde.

Das Studium der Reduktionsvorgänge, der sich parthenogenetisch entwickelnden Keime, die nur vom weiblichen Ei ihr Chromatin erhalten, der durch Befruchtung kernloser Eifragmente entstandenen sog. arrhenokaryotischen Embryonen, die cytologische Untersuchung der durch partielle Befruchtung (vgl. p. 800) zur Entwicklung angeregten Eier, wie auch der polyspermisch entstandenen Embryonen bestätigen vollauf das Gesetz der Zahlenkonstanz der Chromosomen.

Sehr wichtig für dieses Problem sind auch die Untersuchungen der durch Kreuzung entstandenen Keime. So hat z. B. O. Rosenberg (139) bei *Drosera longifolia* im unbefruchteten Ei 20 gefunden, im männlichen Kerne von *Drosera rotundifolia* sind 10 Chromosomen vorhanden; die Anzahl der chromatischen Elemente in vegetativen Zellen des Hybriden von diesen beiden Arten entsprach den Erwartungen, d. h. sie betrug 30 Chromosomen. Diese Tatsache bildet eine der schönsten Bestätigungen der Zahlenkonstanz. Noch erweitert wurden unsere diesbezüglichen Kenntnisse durch die Forschungen von Moenkhaus, Tennent und Baltzer[1]), welche durch gründliche Studien der Gestalt einzelner Chromosomen in den zur Kreuzung verwendeten Arten auch die Zugehörigkeit einzelner Elemente zu entsprechenden Species nachzuweisen vermochten.

Für das Vererbungsproblem wird dieser in Rede stehenden Regel große Bedeutung zugeschrieben, da die Elemente, welche stets bei einer bestimmten Art in konstanter Anzahl erscheinen, stets als die nämlichen Individuen betrachtet werden, welche, von einer Zellgeneration auf die andere übergehend, die Kontinuität der Substanz erhalten.

1) l. c. p. 906.

Eingehende Beobachtung der karyokinotischen Figuren [Boveri 13a; Baltzer[1]) u. a.] ergab, daß sich auch eine gewisse Verschiedenartigkeit in der Gestalt der Chromosomen derselben Figur nachweisen läßt, und zwar eine konstante Verschiedenartigkeit, welche auch die Individualitätshypothese bestätigt.

Auch bei der Spermato- und Ovogenese besonders bei Reifungsteilungen wurden Chromosomen nachgewiesen, welche sich durch ihre Größe, Form, Färbbarkeit und eigentümliches Verhalten während der Mitose im Vergleich mit anderen Chromosomen auszeichnen. Solche chromatische Gebilde wurden von Henking[2]), Stevens[2]), Mc. Clung[2]) u. a. besonders bei Hemipteren und Orthopteren, aber auch außerhalb der Insektengruppe mehrfach als Heterochromosomen, Idiochromosomen oder akzessesische Chromosomen beschrieben. Fig. 56, p. 560 illustriert solche Heterochromosomen des Insekts *Diabrotica*.

Wie die konstante Anzahl der Chromosomen, so ist auch die konstant sich wiederholende Verschiedenheit dieser Elemente als Argument für die Individualität der Chromosomen und eine essentielle Verschiedenheit der einzelnen Chromosomenindividuen angeführt worden. Mit Recht bemerkt dazu aber V. Häcker (64, p. 109): „da manche Beobachter angeben, daß derartige Größenunterschiede sich im Verlaufe der Teilung ausgleichen, so bleibt für die Vermutung der Raum offen, daß sowohl die konstanten wie die inkonstanten Größenunterschiede wenigstens bei einigen Objekten auf ungleich rascher (heterochroner) Entwicklung der einzelnen Chromosomen beruhen, wie eine solche namentlich deutlich in den polychromosomalen Kernen der Radiolarien zutage tritt“.

Gegen die Individualitätshypothese wurden zahlreiche Argumente besonders von Fick (45, 46) und della Valle (177) ins Feld geführt Dieses Thema jedoch, welches mehr in das Gebiet der Cytologie gehört, soll uns hier nicht aufhalten.

Nimmt man die Individualitätshypothese der Chromosomen an. so ist sie bloß ein Argument, daß die Kontinuität der Substanz durch Chromosomen erhalten bleibt. Besonders aber ist damit noch lange nicht bewiesen, daß nur durch die Chromosomen die spezifischen Charaktere der elterlichen Zellgenerationen auf die Tochterelemente übertragen werden. Zusammenfassend kann man sagen, daß die cytologischen Studien zahlreiche Argumente (nicht Beweise) für die wichtige Rolle liefern, welche der Zellkern bei dem Mechanismus der Vererbung elterlicher Eigenschaften spielt; sie haben jedoch absolut keine Tatsachen zutage gebracht, nach welchen man schließen könnte, daß dem Zellprotoplasma kein Anteil daran zukommen könnte.

Die bisher besprochenen Untersuchungsresultate, die ich hier nur in den allerwichtigsten Zügen geschildert habe, haben allerdings mehr morphologisch-cytologischen Charakter. Das in Rede stehende Problem kann aber definitiv nur auf Grund experimenteller Forschungen entschieden werden, und, wie wir bald sehen werden. stellen sich hierbei auch recht bedeutende Schwierigkeiten entgegen. Der Weg, den man hier in entwicklungsphysiologischen Forschungen eingeschlagen hat, führte in drei Hauptrichtungen: Bastardierungsexperimente, Kom-

1) Vgl. Literaturverzeichnis p. 906.
2) Vgl. Literaturverzeichnis p. 566—569.

bination der Bastardierung mit künstlicher Parthenogenese und Analyse der künstlich durch Polyspermie hervorgerufenen mehrpoligen Mitosen.

γ) Bastardierungsexperimente als Mittel zur Analyse der Lokalisation der die Vererbung bedingenden Substanzen.

Zum Studium des Problems der Lokalisation der Substanz, welche die Vererbungsrichtung zu bedingen vermag, eignen sich nur diejenigen Kreuzungskombinationen, bei denen der Vererbungstypus bereits gut bekannt ist. Es handelt sich bloß um die erste Generation der Nachkommenschaft, und es muß hier stets zuerst ermittelt werden, ob die Hybriden immer intermediär sind, oder aber ob sie mehr nach dem Vater resp. nach der Mutter schlagen, und weiter muß auch festgestellt werden, wie sie sich in dieser Beziehung hinsichtlich ihrer verschiedener Charaktere verhalten.

Der weitaus größte Teil der uns hier interessierenden Experimente wurde an Echinodermen ausgeführt. Dieses Material ist aus verschiedenen Gründen, besonders in Anbetracht der leichten Durchführbarkeit der künstlichen Befruchtung sowohl in reinen als auch in Kreuzungskulturen sehr bequem; immerhin aber muß als besonderer Nachteil der an diesem Material durchgeführten Versuche hervorgehoben werden, daß die Echinodermenkulturen bis zu den letzten Zeiten sich über das Pluteusstadium nicht heranzüchten ließen. Aber auch die neueren Forschungen [Delage [1]), Allen [1]), Lloyd und Shearer [1])] beweisen, daß die Züchtung recht schwierig ist und daß die starke Mortalität der Keime eine größere Anzahl weit herangezüchteter Tiere nicht erwarten läßt. Bei den meisten Untersuchungen kommen demnach nur diejenigen Charaktere in Betracht, welche im embryonalen Leben recht früh zum Vorschein kommen.

Die Kreuzungen, an unverletzten Geschlechtselementen durchgeführt, können zwar das Problem der Lokalisation der „vererbungstragenden“ Substanz nicht entscheiden, sie bilden jedoch bedeutungsvolle Kontrollversuche für weitere Forschungen. Aus den verschiedenartigsten Bastardierungsexperimenten ergibt sich, daß die Kreuzung entweder intermediäre Bastarde ergibt, oder daß der alternative Hereditätstypus vorherrscht. Man muß jedoch beachten, daß z. B. bei der Kreuzung von *Sphaerechinus* ♀ und *Echinus* ♂ oder *Strongylocentrotus* ♂ in einer und derselben Kultur die einen Plutei wirklich intermediär sind, während die anderen mehr oder sogar ganz nach dem Vater oder nach der Mutter schlagen.

Was den alternativen Vererbungstypus anbelangt, so ergibt sich z. B. aus den Forschungen von Vernon (178, 179), welcher zahlreiche Echinidenarten (*Sphaerechinus*, *Strongylocentrotus*, *Echinocardium*, *Arbacia*, *Derocidaris* u. a.) miteinander in verschiedenen Kombinationen kreuzte, daß die Präpotenz des mütterlichen Charakters fast als Regel hervortritt. Auch die Untersuchungen der Keime, welche der heterogenen Kreuzung ihre Genese verdanken [*Strongylocentrotus* ♀ mit *Asterias* ♂, Loeb [2]), Hagedoorn (65), *Echinus* ♀, *Sphaerechinus* ♀, *Strongylocentrotus* ♀ mit *Antedon* ♂, Godlewski (54 u. 55), mit *Mytilus* ♂, Kupelwieser [3]) u. a.], ergaben stets dasselbe Resultat: die Plutei resp. die Embryonen schlugen vollständig nach der Mutter. Ich kann hier

1) Vgl. Literaturverzeichnis p. 906 u. ff.
2) Vgl. Literaturverzeichnis p. 911, No. 130—135.
3) Vgl. Literaturverzeichnis p. 910, No. 106—109.

Loeb, King u. Moore (106) absolut nicht zustimmen, wenn sie behaupten, daß wir es hier mit dem Mendelschen Typus zu tun haben. Solange man absolut nichts von der F_2-Generation weiß, kann man auch nicht entscheiden, ob hier der Mendelsche Typus vorliegt, oder ob man z. B. sogenannte falsche Bastarde vor sich hat, resp. mit irgendeinem anderen alternativen Vererbungstypus zu schaffen hat.

Diese Bemerkungen genügen zur Orientierung im Experimentalmaterial.

Um dem Problem der Lokalisation der vererbungsrichtenden Substanz näher zu treten, hat Boveri (10) in seiner grundlegenden Arbeit eine Serie von Experimenten angestellt, in denen er die Bastardierungsmethode mit der Merogonieerscheinung kombinierte. Wie wir bereits wissen (vgl. p. 800), hat er definitiv festgestellt, daß kernlose befruchtete Fragmente sich zu entwickeln vermögen: nun hat sich dieser Forscher in seinen weiteren Untersuchungen die Aufgabe gestellt, die kernlosen Eifragmente einer Echinidenart mit dem Samen fremder Art zu befruchten und auf Grund der morphologischen Mermale solcher Bastardlarve die Vererbungsrichtung in diesem Fall festzustellen.

Wie wir in den vorhergehenden Kapiteln gesehen haben, sprechen gewichtige Argumente dafür, daß die Kernsubstanz des Geschlechtselementes die elterlichen Merkmale auf die Nachkommen überträgt. Ist dieser Satz richtig, so muß der Embryo, welcher aus einem kernlosen, mit fremdartigem Spermatozoon befruchteten Eifragment herstammt, nur die väterlichen Eigenschaften zur Schau tragen.

Boveri hat in seinen Untersuchungen zwei Echinidenarten verwendet: *Sphaerechinus granularis* ♀ und *Echinus microtuberculatus* ♂. Nach den Angaben der in Rede stehenden Bovierischen Arbeit (10) soll der Typus der Bastardlarve der Kontrollkultur, welche der Kreuzung zwischen unverletzten Geschlechtselementen von *Sphaerechinus* ♀ und *Echinus* ♂ ihre Entstehung verdankt, eine genaue Mittelform zwischen den reinen Kulturen bilden. Nun hat Boveri die *Sphaerechinus*-Eier durch Schütteln in einem Reagenzrohr fragmentiert. Es ist einleuchtend, daß sich nach einem eine Zeitlang dauernden Schütteln des Materials nicht alle Eier gleichmäßig fragmentieren. In diesem Reagenzröhrchen werden sich ganze unverletzte Eier befinden, daneben kernlose und kernhaltige Fragmente. Diese Ramschkultur wurde nun mit *Echinus*-Sperma befruchtet und bis zum Pluteusstadium gezüchtet. Die Untersuchung des daraus gewonnenen Materials ergab:

1) Bastardlarven (Fig. 303, p. 954) von der Größe der gewöhnlichen Larve, welche ihrer Struktur nach die Mittelform zwischen dem reinen *Sphaerechinus*- (Fig. 302, p. 954) und reinen *Echinus*-Typus (Fig. 301, p. 954) darstellen.



Fig. 327. Zwerglarve, Bastard *Sphaerechinus*-Eifragment und *Echinus*-Sperma. Nach Boveri. (Vgl. dazu Fig. 301 u. 302 p. 954.)

2) Zwerglarven, welche bis auf die oft bedeutend reduzierte Größe ebenfalls dieselbe gemischte Form repräsentieren.

3) In spärlicher Anzahl konnte Boveri endlich Zwerglarven von reinem *Echinus*-(väterlichen)Typus konstatieren (Fig. 327).

Die Genese dieser drei verschiedenen Larventypen deutet BOVERI folgendermaßen: Die großen Bastardlarven der ersten Kategorie sollen nach ihm aus ganzen, beim Schütteln nicht beschädigten Eiern herstammen, die Zwerglarven des Bastardtypus entstammen kernhaltigen *Sphaerechinus*-Eifragmenten, welche mit *Echinus*-Sperma befruchtet wurden, und die dritte Kategorie endlich der Zwerglarven von rein väterlichem Typus leitet er von kernlosen *Sphaerechinus*-Eibruchstücken ab, welche bei der Befruchtung den *Echinus*-Samenkern erhalten haben.

Es leuchtet ohne weiteres ein, daß, wenn die hier von BOVERI angegebene Interpretation der Genese der Larven richtig ist, wenn die mit rein väterlichen Merkmalen nur von kernlosen Eifragmenten herstammen, der Prozeß der Uebertragung der elterlichen Charaktere nur von der Kernsubstanz abhängt. Wenn man ferner berücksichtigt, daß die Elemente, welche den Ausgangspunkt für die Entwicklung dieser Larven gebildet haben, das mütterliche Protoplasma besaßen, und die mütterlichen Merkmale nicht zur Entfaltung gelangten, so konnte daraus ein weiterer Schluß gezogen werden, daß nämlich das Protoplasma bei dem Vererbungsmechanismus keine wichtigere Rolle spielt.

Die Arbeit von BOVERI, deren Hauptgedanken ich hier in kurzem skizziert habe, ist vom biologischen Standpunkte als eine wirklich klassische Leistung zu bezeichnen. Sie gab auch Anregung zu einer ganzen Reihe von Forschungen in dieser Richtung, sie leitete die Untersuchung auf das cytologisch-experimentelle Gebiet, auf welchem in der Tat die Lösung des in Rede stehenden Problems zu gewärtigen ist.

Die Art und Weise, wie BOVERI seine Befunde deutet, wurde jedoch in der biologischen Literatur einer Kritik unterzogen und zwar hauptsächlich aus dem Grunde, weil SEELIGER (151) und MORGAN (116) in ihren Kreuzungsversuchen an gleichem Material festgestellt haben, daß die einfache Skelettform der Larven der väterlichen Art bei den Bastardlarven (ohne Fragmentation der Eier, also ungeachtet des Vorhandenseins des weiblichen Kernes) in typischer Reinheit sehr häufig auftritt, daß dagegen der rein mütterliche Skelettypus, welcher bedeutend komplizierter ist, in den Bastardlarven niemals zur Entwicklung gelangt. Demnach ist es möglich, daß das Hervortreten des väterlichen Gerüstwerkes nicht auf den Mangel des weiblichen Kernapparates zurückführbar ist.

Die von STEINBRÜCK (164) durchgeführten Untersuchungen der Bastardlarven sprachen ebenfalls gegen die BOVERIsche Deutung seiner Experimente[1]).

Außerdem muß man noch darauf hinweisen, daß bei vielen Tieren in das Ei auch die plasmatische Geißel des Spermatozoons während der Befruchtung hineindringt. In neuerer Zeit wurde diese Tatsache auch für Echiniden von DANTON — vgl. p. 975 und Fig. 202a — festgestellt. Man könnte demgegenüber einwenden, daß die Quantität des männlichen Protoplasmas im Verhältnis zum Ooplasma sehr gering ist. Dieser Umstand wurde mehrmals bereits als entscheidendes Argument ins Feld geführt. Ich glaube aber, daß die Quantität des betreffenden Stoffes hier am wenigsten bedeutet. In der modernen

1) Weitere Literaturangaben in dieser Beziehung habe ich a. a. O. (56) zusammengestellt.

Biologie werden immer mehr Erscheinungen auf die Wirkung der Enzyme zurückgeführt. Ein in der Vererbungslehre so erfahrener Forscher wie Bateson (7) spricht sich eben dafür aus, daß die Enzyme bei der Hereditätserscheinung eine prinzipielle Rolle spielen. Wir wissen auch, daß die Menge der Enzyme oder katalytischer Substanzen im Verhältnis zu den von ihnen umgewandelten Stoffen in der Regel sehr gering ist.

Es ist ferner zu beachten, daß, man um den Anteil des Eiprotoplasmas an dem Vererbungsmechanismus auszuschließen, erst den Beweis erbringen müßte, daß alle kernlosen bastardierten Fragmente stets ausschließlich väterliche Charaktere aufweisen, denn schon ein einziger Fall, wo ein aus einer solchen Kultur hervorgegangener Embryo rein mütterliche Charaktere oder sogar eine Andeutung irgendeiner mütterlichen Eigenschaft zeigte, müßte als Beweis gelten, daß auch dem Protoplasma eine Rolle beim Vererbungsmechanismus zukommt.

Ich möchte nicht mißverstanden werden — es liegt mir fern, die Tragweite der außerordentlich schätzenswerten Arbeit von Boveri irgendwie zu vermindern. Ich glaube, daß diese Arbeit für die Bedeutung des Kernes bei dem Vererbungsmechanismus spricht, daß auf Grund dieser Resultate jedoch das Monopol der Kernsubstanz in dem Vererbungsprozeß nicht bewiesen worden ist.

Daß der Kern bei der Uebertragung der elterlichen Merkmale eine wichtige Rolle spielt, geht auch aus der die Untersuchungen von Boveri ergänzenden Mitteilung von Mac Farland (109) hervor, welcher nachgewiesen hat, daß diejenigen Bastardlarven aus der von Boveri beschriebenen Ramschkultur, welche rein väterliche Charaktere zur Schau trugen, kleinkerniger sind, daß sie demnach wahrscheinlich arrhenokaryotisch waren.

Nachdem J. Loeb die Methode der heterogenen Kreuzung entdeckt hatte (vgl. p. 867 u. ff.), wurde sie von Godlewski (54, 55) verwendet, um die von Boveri bereits für das Vererbungsproblem angewandte Methode der Befruchtung von Eifragmenten an anderem Material zu versuchen.

Wie bereits oben (p. 872) erwähnt wurde, ist es ihm gelungen, die Echinideneier mit *Antedon*-Samen zu befruchten. Die cytologische Untersuchung ergab, daß wir es hier mit echter Befruchtung mit Karyogamie zu tun haben und daß während der Entwicklung die Chromosomen des fremdartigen Spermatozoons nicht eliminiert wurden. Diese Befunde bildeten den Ausgangspunkt für weitere Versuche. Die *Echinus*-Eier wurden durch Schütteln oder Zerschneiden fragmentiert, sodann wurden nach genauer Durchmusterung der Fragmente unter dem Mikroskop die kernlosen Eibruchstücke herausgefischt, isoliert und mit *Antedon*-Sperma in alkalisiertem Seewasser befruchtet. Ein Teil der so behandelten Eier hat sich wirklich entwickelt. Die Entwicklung schritt gewöhnlich nicht weit fort, da die Sterblichkeit der arrhenokaryotischen Embryonen bei dieser Kreuzungskombination sehr beträchtlich war. Es ist in keinem einzigen Fall gelungen, die arrhenokaryotischen Bastarde bis zum Stadium der Skelettbildung zu bringen, so daß die Untersuchung nur bis zum Gastrulastadium ausgedehnt werden konnte. Abgesehen von den Abnormitäten der ersten Entwicklungsstadien, kann man feststellen, daß sich gewöhnlich eine

normale Blastula mit Mesenchym nach dem mütterlichen Typus entwickelte. Einige arrhenokaryotische Bastardembryonen erreichten das Gastrulastadium, welches ebenfalls dem *Echinus*-Typus entsprach.

Ueber die Richtung der Vererbung konnte jedoch definitiv erst die Skelettbildung entscheiden; ein so weites Stadium erreichten jedoch die arrhenokaryotischen Bastardembryonen nicht. Da indessen die beiden gekreuzten Arten (Echiniden und Comatuliden) sich vor dem Gastrulastadium durch gewisse Merkmale voneinander unterscheiden (Typus der Mesenchymbildung und ihre Dislokation in Embryonen), kann man behaupten, daß hier ohne mütterlichen Kern gewisse mütterliche Eigenschaften aufgetreten sind, die also durch das Ooplasma auf den Nachkommen übertragen worden waren.

Godlewski (55) zieht aus seinen Versuchsergebnissen folgenden Schluß: „Aus meinen Versuchen geht — will man die Ergebnisse dieser Experimente noch so vorsichtig deuten — zum wenigsten hervor, daß bis zum Gastrulastadium, ohne Vorhandensein des mütterlichen Kernes, mütterliche Charaktere zum Vorschein kommen können."

Ich möchte hier noch einmal betonen, daß ich nie auf Grund meiner Versuche die Rolle des Kernes bei den Vererbungserscheinungen in Abrede gestellt habe; ich behaupte nur, daß man in diesen Versuchsresultaten wieder eine neue Stütze für die Behauptung findet, daß nicht nur der Kernsubstanz, sondern auch dem anderen Bestandteile jeder Zelle, dem Protoplasma, ein Anteil an der Uebertragung der elterlichen Arteigenschaften, wenigstens bis zum Ende der Gastrulation, sicher zugeschrieben werden muß[1]).

Auf Grund der bisher besprochenen Versuche über Bastardierung ist es nach meiner Beurteilung unmöglich, ein Argument für absolute Ausschließung des Protoplasmas von dem Anteil am Vererbungsmechanismus definitiv aufzustellen.

---

1) Seit der Veröffentlichung der Resultate dieser Arbeit wurde ihre Interpretation mehrmals einer Diskussion unterzogen. Ich möchte hier nicht näher darauf eingehen und verweise auf meine in dieser Hinsicht a. a. O. (56, p. 176 u. ff.) angegebenen Bemerkungen. Hier möchte ich nur zwei am häufigsten gestellten Einwänden entgegentreten:

Einige Autoren (C. Rabl, 7, Nusbaum) haben hervorgehoben, daß das Spermatozoon durch Natronlauge abgeschwächt wurde und daß sich deshalb ihre Potenz im fremdartigen Ooplasma nicht entfalten konnte. Wäre dieser Einwand berechtigt, so hätte das für biologische Forschungen prinzipielle Bedeutung. Man könnte in diesem Fall nach Belieben die väterlichen oder mütterlichen Eigenschaften im Nachkommen hervortreten lassen, je nachdem man das männliche oder weibliche Geschlechtselement künstlich abschwächt. Gründliche spezielle Studien von Herbst (38) haben aber nachgewiesen, daß dies leider unmöglich ist.

Andere Autoren behaupten wieder, daß, wenn durch das Protoplasma gewisse Eigenschaften auf die Nachkommenschaft übertragen werden, dies vermittels derjenigen Kernsubstanz geschieht, welche im Ooplasma als Material zur Bildung des künftigen Kernapparates des Keimes deponiert ist (Masing). Demgegenüber muß ich bemerken, daß diese Behauptung auf falscher Stellung des Problems beruht. Wenn wir von Lokalisation der vererbungstragenden Substanz im Protoplasma oder im Kerne sprechen, so verstehen wir den Begriff: Plasma oder Kern in topographischem Sinne. Wenn eine Substanz in der Zelle nicht innerhalb des Kernes liegt, so liegt sie im Protoplasma und muß dann als solches aufgefaßt werden.

δ) Kombination der künstlichen Parthenogenese und der Bastardbefruchtung.

Herbst (68—72) hat sich in seinen Vererbungsstudien folgende Frage gestellt: „Warum stehen die Nachkommen mit ihren Eigenschaften bisweilen in der Mitte zwischen ihren beiden Eltern, warum neigen sie bisweilen mehr dem einen oder mehr dem anderen zu, oder warum gleichen sie mitunter ganz oder nahezu nur dem einen ihrer Erzeuger, während das Bild des anderen unterdrückt zu sein scheint?"

Herbst (68) hat zuerst untersucht, ob die Prävalenz des einen oder des anderen von den Eltern nicht auf den Einfluß äußerer Bedingungen zurückführbar ist. Es wurde hier der Einfluß verschiedenster äußerer Bedingungen sowohl auf die Eier wie auch auf die Spermatozoen geprüft; er hat die Veränderung der äußeren Faktoren während der Befruchtung und während des Entwicklungsverlaufes untersucht; alles aber mit negativem Resultat.

Sodann ging Herbst (68, 69) daran, eine Kombination der leichten Anregung zur künstlichen Parthenogenese mit der Bastardierung zu versuchen. Wir wissen, daß die Behandlung der Eier mit Fettsäuren den ersten Anstoß zur Entwicklung gibt: das ist bekanntlich die erste Phase der Entwicklungserregung. Kurz in Fettsäurelösung behandelte Eier wurden in Seewasser ausgewaschen und, nachdem unter dem Mikroskop in vivo wahrnehmbare Veränderungen im Aussehen des Kernes den Beginn der Karyokinese erkennen ließen, wurden diese *Sphaerechinus*-Eier mit *Strongylocentrotus*- oder *Echinus*-Sperma besamt. Trotz der beträchtlichen Sterblichkeit der Embryonen konnte Herbst zahlreiche Plutei aus diesen Kulturen erhalten, und die Untersuchung ergab eine deutliche Prävalenz der mütterlichen Charaktere. Manche von diesen Larven zeichneten sich sogar durch rein mütterlichen Habitus aus.

Herbst hat ferner festgestellt, „daß nicht die Behandlung der Eier an und für sich die Ursache für die Verschiebung der Vererbungsrichtung abgibt, sondern nur das Vorhandensein eines Ansatzes zur Parthenogenese im Befruchtungsmoment". Die Befruchtung findet hier wirklich statt, so daß wir es nicht mit rein parthenogenetischen Eiern zu tun haben. Das ergibt sich aus Kontrollversuchen, wo ohne Befruchtung kaum das Zweiblastomerenstadium erreicht wurde, ferner aus der morphologischen Betrachtung der Larven, welche gewöhnlich auch gewisse männliche Merkmale zeigten, und endlich aus cytologischen Untersuchungen, durch welche die Karyogamie der Geschlechtskerne festgestellt werden konnte.

Nun drängt sich die Frage auf, welche inneren Entwicklungsbedingungen durch den Anstoß zur Parthenogenese geändert wurden, die die Vererbungsrichtung verändern konnten. Herbst kommt auf Grund einer gründlichen Analyse seiner Studienresultate zu der Ueberzeugung, daß hier einzig und allein die Veränderungen im weiblichen Kernapparat, welcher durch den Anstoß zur Parthenogenese eine Vergrößerung erfährt, maßgebend ist. Seine Untersuchungen ergaben:

1) „Das kritische Stadium, in dem ein auffallender Umschlag in der Vererbungsrichtung eintritt, ist erreicht, wenn der Kern im Befruchtungsmoment in deutlicher Größenzunahme begriffen ist, die jedoch noch nicht ihr Maximum erreicht zu haben braucht.

2) Der Höhepunkt der Verschiebung der Vererbungsrichtung fällt

mit dem Stadium der parthenogenetischen Entwicklung zusammen, in dem der Eikern sein größtes Volumen erreicht hat".

Das Studium der Kerngröße in den Bastardlarven von Herbst hat ihm ebenfalls die Bestätigung des Prinzips ergeben, daß die Verschiebung der Vererbungsrichtung mutterwärts auf die Zunahme des Kernes im weiblichen Geschlechtselemente zurückzuführen ist. Ich kann hier unmöglich alle sonst sehr interessanten Versuchsergebnisse von Herbst genauer schildern (vgl. in dieser Beziehung Godlewski, 56 p. 190—208) und möchte nur das Hauptprinzip dieser Studien skizzieren. Herbst hat nämlich die Bastardlarven in einzelne Kategorien geteilt, je nachdem sie nach der Mutter oder nach dem Vater schlagen oder endlich die Skelettstruktur auf der einen Körperseite dem Vater, auf der anderen der Mutter ähnlich war, und hat die Größe der Kerne dieser einzelnen Kategorien bestimmt und mit gewöhnlichen Bastardlarven (ohne Ansatz zur künstlichen Parthenogenese) wie auch mit rein parthenogenetischen (ohne nachträgliche Befruchtung mit fremdartigem Sperma) verglichen. Die Größe des Kernes in der Larve ist deshalb von Bedeutung, weil sie von der Kerngröße abhängt, welche den Ausgangspunkt der Entwicklung bildet (die Boverische Regel). Es können hier allerdings noch verschiedene Kombinationen vorkommen, da auch partielle Befruchtung (vgl. p. 800) nicht ausgeschlossen ist, andererseits wieder der weibliche Vorkern oft ein sogenannter Muttersternstadium d. i. die Verdoppelung der Chromosomen ohne Kernteilungsakt durchmachen kann.

Herbst kommt auf Grund dieser Untersuchungen zu dem Schluß, daß diejenigen Larven, welche die größte Aehnlichkeit mit der Mutter zeigen, von den Eiern herstammen, bei welchen vor der Befruchtung ihre chromatische Substanz infolge der leichten Anregung zur Parthenogenese stark zugenommen hat. Die Larven mit fast rein väterlichem Skelettypus deduziert Herbst von den Keimen, in denen die Kopulation der Vorkerne gehemmt wurde und der weibliche Kern mit einem Plasmateil abgetrennt wurde. Diese Larven sollen demnach arrhenokaryotisch sein.

Diejenigen Larven, welche (Fig. 328) auf einer Körperseite dem *Sphaerechinus*, auf der anderen dem *Strongylocentrotus* ähnlich sind, haben auch auf beiden Seiten verschieden große Kerne. Nun erklärt Herbst ihre Genese folgendermaßen: Durch den Anstoß zur künstlichen Parthenogenese wurde der Eikern zum ersten Teilungsschritt angeregt. Das Spermatozoon muß zwar in das Ei eingedrungen, sein Kopf jedoch in der Wanderung zum Eikern gehemmt worden sein, so daß der Kopulationsprozeß eine beträchtliche Verspätung erfahren hat. Die Kopulation hat nämlich nicht mit dem Eikern, sondern mit einem der Tochterkerne von Blastomeren stattgefunden. Infolgedessen erhielt das andere Blastomer nur die mütterlichen Chromosomen in seinem Kerne. Daraus erhellt, daß im Sinne des Boverischen Gesetzes die Kerne der einen Hälfte doppelt so groß, wie die der anderen sein müssen.

Die kleinkernige Larvenhälfte ist jedoch nicht ganz rein väterlich, wie man hier eigentlich erwarten müßte, wenn die Vererbungsrichtung nur von dem Chromatin abhängt. Um das zu erklären, hält Herbst für „möglich, daß der Spermakern vor der Teilung des Eies in zwei Zellen vielleicht durch angegebene Stoffe auch jenen Eiteil schon etwas beeinflußt hatte, in welchen er bei der Furchung nicht zu liegen kam,

und daß die ganz rein mütterliche Ausbildung dieser Seite alteriert wurde".

Herbst kommt auf Grund aller dieser Untersuchungen, welche er auch durch andere cytologische Studien (70—72) erweitert hat, zu der Schlußfolgerung, daß die Vererbungsrichtung von dem Mengenverhältnis der weiblichen Kernmasse zur männlichen abhängt.

Daß in dieser Analyse wirklich zahlreiche wichtige Anhaltspunkte für diesen Schluß enthalten sind, wird jeder Unbefangene, der nur die Resultate der Herbstschen Arbeiten aufmerksam überblickt, gewiß zugeben. Die Tatsache selbst, daß, wenn man die Kernvolumenvergrößerung künstlich hervorruft und in diesem Momente die Kreuzbefruchtung vornimmt, dadurch eine Verschiebung der Vererbungsrichtung mutterwärts bewirkt werden kann, verleiht dieser Hypothese einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit.

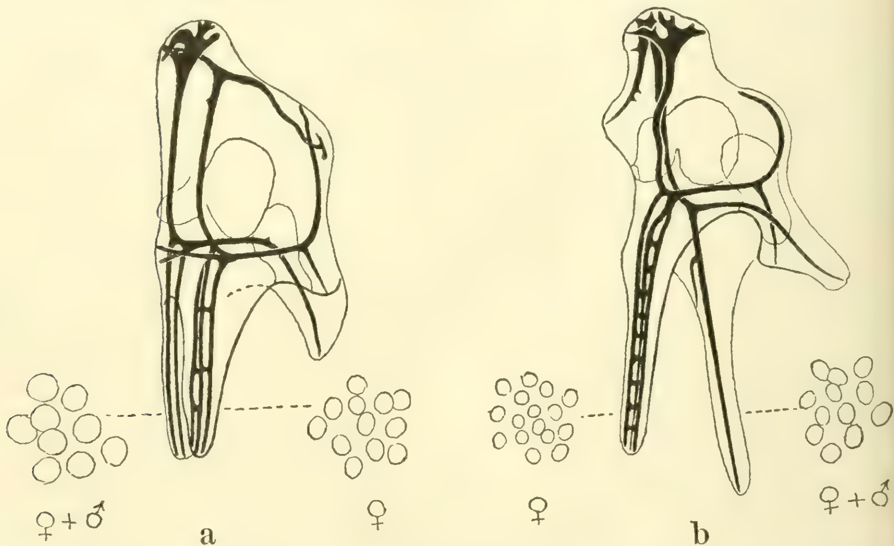


Fig. 328. Bastardplutei. Kombination der künstlichen Parthenogenese und Kreuzbefruchtung *Sphaerechinus* ♀ — *Strongylocentrotus* ♂. In den beiden Plutei *a* und *b* zeigt die eine Körperhälfte den rein mütterlichen, die andere den Bastardtypus. Beiderseits die Kerngruppen der betreffenden Körperhälften. Nach Herbst (70 u. 71).

Jedoch absolute Gewißheit, daß die Verschiebung in diesen Experimenten nur durch Zunahme der Kernsubstanzmenge des weiblichen Pronucleus zustande gekommen ist, haben die positiven Befunde von Herbst nach meiner Beurteilung nicht gegeben.

Für die Beweiskraft seiner Argumentationen ist die sichere Bestimmung der Genese der Larven in seinen Experimenten durchaus notwendig. Die Bestimmung der Genese der Larven aus der Ramschkultur stützt sich, wie wir gesehen haben, auf gewisse Voraussetzungen, welche in der genannten Arbeit immer nur theoretische Grundlagen haben, zwar recht wahrscheinlich, aber doch nicht absolut zwingend sind. Ja, wenn man sogar annimmt, daß alle von Herbst beschriebenen Larven nie einer Polyspermie ihre Entstehung

verdanken, daß die cytologischen Forschungsresultate nie durch Kernverschmelzungen während der Entwicklung kompliziert wurden, so ist doch die Genese der Larven bei der Unmöglichkeit, dieselben zu isolieren, bei den Züchtungen nicht eindeutig. Die von BOVERI entdeckten Regeln der Kerngröße (13) bei den Larven und deren Verhältnis zum Ausgangspunkt der Entwicklung setzen uns in die Lage, mit gewissen Einschränkungen zu entscheiden, ob in dem betreffenden Keimbezirk Hemikaryonten[1]), Amphikaryonten[2]), Diplokaryonten[3]) usw. vorhanden sind; dagegen ist es unmöglich zu entscheiden, ob z. B. Amphikaryonten durch gewöhnliche Befruchtung entstanden sind, oder ob einer von den Pronuclei einmal die Teilung seiner Chromosomen ohne Kernteilung (also sogenanntes Muttersternstadium) durchgemacht hat. Andere Kombinationen wären hier ebenfalls möglich und oft ebenfalls berechtigt. Es ist ferner absolut nicht zu entscheiden, ob z. B. das gegebene Hemikaryon als Abkömmling des männlichen oder des weiblichen Vorkerns zu betrachten ist.

Und für die Interpretation der HERBSTschen Larven wäre nicht nur diejenige Deutung ihrer Genese zulässig, welche ihnen HERBST gibt; man könnte die Entstehung einzelner Larvenkategorien auch anders erklären. Ich möchte hier nur beispielsweise kurz diejenigen Larven berücksichtigen, welche auf einer Körperseite die väterlichen, auf der anderen die mütterlichen Merkmale zeigten; auf der Seite mit väterlichen Merkmalen haben sie kleine Kerne angeblich von rein väterlicher Herkunft, auf der Seite mit gemischten aber mehr mütterlichen Charakteren größere Kerne. HERBST (70, 71) erklärt die Genese solcher Larven durch partielle Befruchtung, was auch durch die cytologischen Befunde der Befruchtungsstadien bestätigt wird. Er gibt aber selbst zu, daß die arrhenokaryotische Larvenhälfte doch nicht rein väterlich ist. Um die Hypothese der Abhängigkeit der Vererbungsrichtung ausschließlich vom Kernapparat zu retten, muß man eine Hilfshypothese von der Beeinflussung dieser Körperhälfte durch die andere annehmen. Aber in diesen Erörterungen steckt doch zu viel Hypothetisches sowohl in der Erklärung der Genese, die ebensogut auch anders erklärt werden könnte, als auch in der Interpretation

---

1) Als Hemikaryon wird ein solcher Kern bezeichnet, welcher seiner Größe nach der Hälfte der Kerngröße der durch normale Befruchtung entstandenen Larven entspricht. Die Larven, welche aus dem kernlosen befruchteten Eifragment entstanden sind, welche also nur den männlichen Kern enthalten (arrhenokaryotische Larven), sind hemikaryotisch. Hemikaryotisch können auch parthenogenetische Larven sein, also Embryonen mit nur weiblichem Kern (thelykaryotisch), wenn keine Komplikationen während der Entwicklung vorgekommen sind. Hemikaryotisch sind auch die Larven, die der normalen Befruchtung ihre Genese verdanken, aus denen jedoch nachträglich das männliche oder weibliche Chromatin eliminiert wurde.

2) Amphikaryotisch sind solche Larven, deren Kerngröße derjenigen der normalen durch Befruchtung entstandenen Larven entspricht. Die Larve, welche aus dem kernlosen befruchteten Fragment entstanden ist, kann ebenfalls im Laufe der Entwicklung amphikaryotisch-große Kerne bekommen, wenn nur der durch den Spermakopf eingeführte Kern seine Chromosomen einmal ohne Kernteilung verdoppelt hat.

3) Diplokaryotisch nennt man nach BOVERI diejenigen Larven, deren Kerne zweimal so groß sind, wie die der normal befruchteten Larven. Parthenogenetische Larven können aber eventuell diplokaryotisch ihrer Kerngröße nach werden, wenn nur ihr weiblicher Vorkern zweimal das Muttersternstadium durchgemacht hat (DRIESCH).

des Hervortretens gewisser Andeutungen der mütterlichen Charaktere auf der arrhenokaryotischen Seite. Diese Merkmale könnten ebensogut durch Plasmasubstanzen übertragen werden.

Ich betone noch einmal: Ich halte die Argumente von Herbst nicht für falsch, sie erscheinen mir durchaus nicht als aus der Luft gegriffen, ich behaupte aber, daß die Erklärung der Larvengenese, auf welcher der Herbstsche Beweis des Monopols der Kernsubstanz fußt, nicht zwingend ist, und glaube, daß Herbst zwar viele Argumente für den Anteil des Kernes bei dem Vererbungsmechanismus beigebracht, jedoch das Monopol des Kernes in dieser Hinsicht nicht bewiesen hat; so daß man den Anteil des Protoplasmas bisher immer noch nicht ausschließen darf. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Verschiebung der Vererbungsrichtung mutter- resp. vaterwärts mit dem Mengenverhältnis der mütterlichen resp. väterlichen Kernsubstanz im Zusammenhang steht (Herbst), ob das jedoch der einzige Faktor ist, ob dieser Effekt stets nur durch die quantitativen Kernsubstanzverhältnisse erreichbar ist, das erscheint mir recht zweifelhaft. Unter den Herbstschen Versuchsresultaten finde ich kein einziges, welches den Anteil des Protoplasmas resp. den Anteil der qualitativen Kerneigenschaften ausschlösse.

Die Bedenken, denen ich bereits in meiner früheren Arbeit Ausdruck gab, hat mir die Argumentation der letzten diesbezüglichen Arbeit von Herbst (72, p. 69—72) nicht ganz behoben. Ich werde a. a. O. Gelegenheit haben, darauf näher einzugehen, hier möchte ich nur hervorheben, daß ich den Einfluß des Kernes nicht in Abrede stelle, ich glaube aber, daß bei der Beweisführung erforderlich wäre, die Kerngenese der Larve der Züchtung nach genau zu kennen; sonst muß man immer bei der Bezeichnung der Kerngenese zu den sich bei der Larve äußernden Charakteren Zuflucht nehmen. Auch in seiner letzten Arbeit bedient sich Herbst dieser Argumentation, wenn er z. B. spricht: „wo die väterlichen Charaktere so auffallend hervortreten, wie bei den von mir als total oder partiell arrhenokaryotisch bezeichneten Plutei, da muß auch väterliches Material vorhanden sein". Ich glaube auch, daß hier die Kernsubstanz wirkt, bin aber nicht überzeugt, daß sie ausschließlich und zwar ihre Menge bezüglich der Vererbungsrichtung maßgebend ist, und finde es deshalb nicht überzeugend, wenn man dieses Argument bei der Bestimmung der Larvengenese, resp. der Herkunft des Kernapparates ins Feld führt. Aus den Versuchen von Herbst geht das auch nicht hervor, und ich glaube, daß seine Resultate in manchen Punkten besser erklärt werden könnten, wenn man auch eine Beteiligung des Plasmas annähme. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß die qualitativen Veränderungen im Protoplasma oder die qualitativen Kernumwandlungen nie so deutlich zu sehen sind wie die quantitativen. Daß solche Veränderungen im Protoplasma auch bei leichter Anregung zur Parthenogenese entstehen, das ist keine Hypothese, sondern Tatsache. Das Auftreten der Astrosphären, die Veränderungen in dem Aggregatzustand des Ooplasmas, eventuelle Veränderungen, welche bei stärkerer Intensität die Membranabhebung veranlassen, das sind doch alles deutlich wahrnehmbare Kennzeichen dieser inneren Veränderungen im Protoplasma, welche die gleichzeitigen quantitativen und qualitativen färbbar nachweisbaren Kernveränderungen begleiten.

Die Resultate von Herbst, welche für den Mechanismus der Ver-

erbung von großer biologischer Bedeutung sind, beweisen also das Monopol der Kernsubstanz immer noch nicht.

ε) Polyspermie, Analyse der mehrpoligen Teilungsfiguren der Echinidenkeime.

In dem Kapitel über Polyspermie habe ich Gelegenheit gehabt, darauf hinzuweisen (p. 890 u. ff.), daß nach dem Eindringen von zwei Spermatozoen in das Ei die Entwicklung zwar beginnt, daß sie jedoch gewöhnlich (physiologische Polyspermie ausgenommen) anormal verläuft, so daß die polyspermischen Keime während der Entwicklung zugrunde gehen. Ich habe dort auch über die Resultate der BOVERIschen (13a) Arbeit über Polyspermie berichtet, welche nach meiner Beurteilung eine der bedeutendsten Arbeiten auf dem Gebiete der modernen Biologie ist. Die musterhaft durchgeführte Analyse von BOVERI führt ihn zur Annahme der qualitativen Verschiedenwertigkeit der Chromosomen (vgl. p. 894) und zu dem Ergebnis, daß die große Sterblichkeit der polyspermen Keime durch anormale Verteilung von verschiedenwertigen Chromosomen und durch die abnorme Kombination der chromatischen Elemente in einzelnen Kernen bedingt ist.

Die Arbeit von BOVERI wurde von ihm jedoch nicht nur für die Lösung des für die Zeugungsphysiologie so wichtigen Problems der längst diskutierten Frage nach der Schädlichkeit der Polyspermie verwertet, sondern BOVERI hat seine Arbeitsresultate auch für die Vererbungslehre ausgenützt. Man könnte nämlich leicht feststellen, daß sowohl diejenigen polyspermen Keime, welche sich als Ganzes entwickelt haben, als auch die Embryonen, welche aus einzelnen isolierten Blastomeren der polyspermen Keime entstanden sind, sich anormal entwickeln. Fig. 329—331 zeigen Plutei mit wahrnehmbarer Beeinträchtigung der Körpersymmetrie oder gewissen Strukturdefekten oder endlich mit Skelettmißbildungen. Die in den einzelnen Körperbezirken sich durch ihre Größe unterscheidenden Kerne beweisen, daß diese Organismusteile verschieden beschaffene Kernapparate besitzen, was aus dem oben Auseinandergesetzten (vgl. p. 893 u. 894) folgt.

Die Körperstruktur solcher Organismen ist also, wie wir sehen, hier bei den Nachkommen anders konstruiert, als sie bei den elterlichen normalen Organismen war, und das muß im Sinne der BOVERIschen Analyse auf die Beschaffenheit des Kernapparates, welcher nicht normal zusammengesetzt ist, zurückgeführt werden. „Dieses Moment der spezifischen Uebereinstimmung mit den beiden Eltern — schreibt BOVERI (13a p. 246) — ist es, das man im engeren Sinn als Vererbungsproblem bezeichnet hat, und nur in diesem Sinne geschieht es, wenn dem Eiplasma heutzutage eine vererbende Kraft abgesprochen und ausschließlich auf den Kern und speziell die Chromosomen beschränkt wird."

Wir müssen uns jetzt noch kurz die Frage überlegen, ob die von BOVERI nach meiner Ueberzeugung bewiesene Tatsache der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen auch die These des Kernmonopols in dem Vererbungsmechanismus einschließt.

Durch die Arbeit von BOVERI wurde nachgewiesen, daß die normale Ausgestaltung des Organismus dadurch bedingt war, daß sich in den Kernen der Zellen, welche den Ausgangspunkt der Entwicklung bildeten, die gesamten Bestandteile resp. Chromosomen vorfanden.

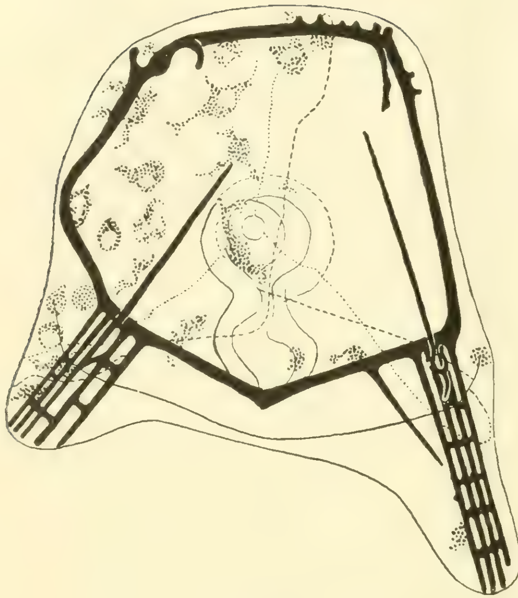


Fig. 329.

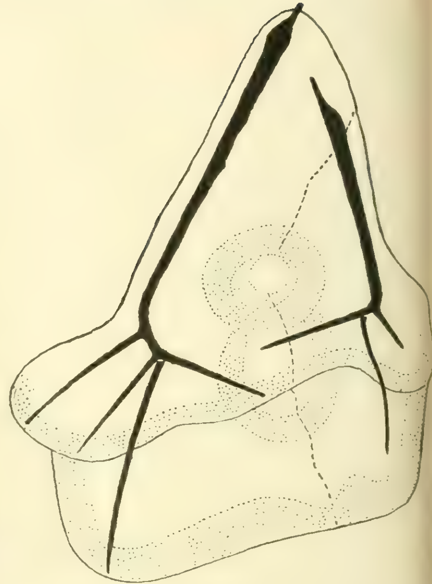


Fig. 331.

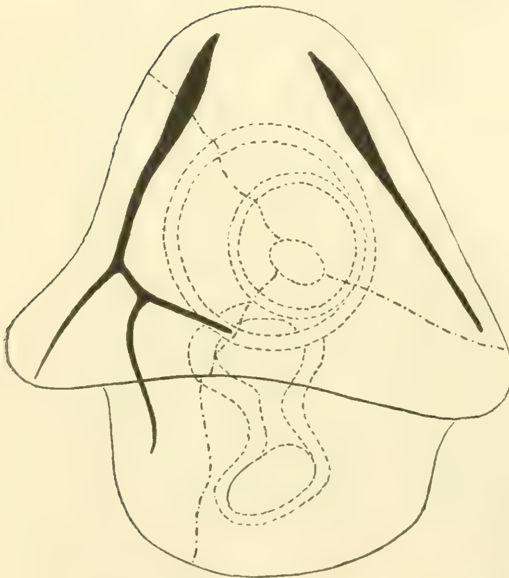


Fig. 330.

Fig. 329. Pluteus aus der dispermen Befruchtung mit partiellem Chromatophorendefekt. Die punktierten Linien grenzen die Bereiche einzelner primärer Blastomeren ab. Nach Boveri (13a).

Fig. 330. Pluteus aus der dispermen Befruchtung mit partiellem Skelettdefekt. Boveri (13a).

Fig. 331. Die asymmetrischen Larven der Echiniden aus der dispermen Befruchtung. Nach Boveri (13 a).

Waren einige von ihnen aus dem erforderlichen Komplex eliminiert, so hatte dieser Umstand bestimmte Abnormitäten, Mißbildungen, Erkrankungen usw. der daraus hervorgehenden Keime zur Folge. Dagegen ist es bekannt, daß bei Keimen derselben Tierformen die Eliminierung einzelner Plasmateile von solchen Konsequenzen nicht

begleitet wird. Auf Grund dieser Tatsachen kann man nun den Schluß ableiten, daß die Chromosomen als verschiedenwertige Gebilde oder, besser gesagt, die Kerne, die aus den Chromosomen bestehen, als differenzierte Zellorganelle aufzufassen sind.

Die These der differenzierten Struktur des Kernes kann als Grundlage der Behauptung dienen, daß von den dem Kerne inhärenten Anlagen die normale Ausgestaltung des Embryos abhängt. Wenn als „normal“ dasjenige betrachtet wird, was sich im gewöhnlichen Entwicklungsgeschehen der betreffenden Tierform vollzieht, was also auch bei den Eltern stattgefunden hat, so ist es allerdings zulässig, in gewissem Grade hier von den Mitteln zu sprechen, welche die Vererbungsrichtung bestimmen.

Um jedoch auf Grund der Feststellung der differenzierten Kernstruktur die Lokalisation der Charakteranlagen nur im Kerne postulieren zu können, müßte gleichzeitig der Beweis durchgeführt werden, daß das Ei- und Spermatozoonprotoplasma vollständig einheitlich ist. Es müßte also die qualitative Verschiedenwertigkeit einzelner Plasmaterritorien definitiv ausgeschlossen werden, und zwar mit solcher Gewißheit, wie die qualitative Verschiedenwertigkeit einzelner Kernbezirke von Boveri festgestellt wurde. Ist eine solche Isotropie des Ooplasmas wirklich festgestellt worden? O. Hertwig faßt allerdings das Eiprotoplasma als vollständig isotrop auf, ich glaube jedoch, daß, wenn man die Resultate der experimentellen entwicklungsphysiologischen Studien berücksichtigt, die Einheitlichkeit der Plasmastruktur im Ei definitiv in Abrede gestellt werden muß. Die klassischen Arbeiten von Roux über die Mosaikstruktur der Amphibieneier, von Wilson über Mollusken, Nermertinen, die Arbeiten von Fischel über Ctenophoren, Conklin (29, 31) über Ascidien und eine ganze Reihe von entwicklungsmechanischen Publikationen von verschiedenen Autoren und an verschiedenem Material beweisen unzweideutig, daß auch das Protoplasma der Eier differenziert ist. Bei Echinideneiern hat Boveri seinerzeit eine solche Differenzierung des Eiprotoplasmas nachgewiesen, indem er feststellte, daß ein solches Eiprotoplasma aus drei übereinander liegenden Schichten besteht, welche in ihrer prospektiven Bedeutung nicht gleichartig sind.

In Anbetracht dessen aber drängt sich für uns die prinzipiell wichtige Frage auf, warum der Embryo auf Eliminierung eines Kernsegmentes anders reagiert als auf Eliminierung eines Plasmafragmentes, nach welch letzterer eventuell ein ganz normal ausgestalteter Pluteus sich zu entwickeln vermag. Die entwicklungsphysiologischen Experimente, insbesondere von Driesch, haben nachgewiesen, daß die normale Ausgestaltung der Echinidenlarven trotz der Anisotropie ihres Eiprotoplasmas möglich ist, weil diesen Tieren eine eminente Regulationsfähigkeit zukommt. Die Störung also, welche z. B. durch Verletzung des Zelleibes dem Keim beigebracht wird, kann dank dieser ausgezeichneten Regulationsfähigkeit kompensiert werden.

Wenn wir in bezug auf die hier diskutierten Eigentümlichkeiten die Bestandteile des Eies kurz charakterisieren wollen, so kann man sagen: Im Echinidenkeim ist sowohl das Eiprotoplasma, wie auch der Eikern speziell differenziert. Einzelne Plasmabezirke sind nicht in bezug auf ihre prospektive Bedeutung gleichartig; die qualitative Verschiedenwertigkeit bezieht sich auch auf die Kernbestandteile, d. i.

die Chromosomen, deren Ungleichwertigkeit Boveri nachgewiesen hat. Bezüglich des ruhenden Kernes kann man diese Erscheinung so ausdrücken, daß die einzelnen Kernbestandteile die aus verschiedenen Karyomeriten entstanden sind, qualitativ verschieden differenziert sind und daß diese Differenzierung in Anbetracht der Individualitätshypothese fest fixiert ist und sich künstlich nicht verändern läßt.

Hier liegt auch ein tiefgreifender Unterschied zwischen den Eigentümlichkeiten des Kernes und des Protoplasmas bei Echinidenkeimen: Die Umdifferenzierung einzelner Chromosomen resp. die Umdifferenzierung einzelner Kernbereiche ist bei den Echiniden, wie die Experimente von Boveri (13a) gezeigt haben, unmöglich; beim Protoplasma hingegen, welches in der Auffassung der meisten Forscher nicht isotrop, sondern ebenfalls in einzelnen Bezirken verschiedenwertig ist, ist diese Differenzierung in bezug auf das Dirigieren der Gestaltungsrichtung nicht fest genug fixiert, so daß eine Umdifferenzierung eventuell noch leicht möglich ist. Eine gewisse Starrheit charakterisiert also bei den Echinidengeschlechtselementen die Kerndifferenzierung, und da diese Starrheit größer ist bei der Kern- als bei der Plasmadifferenzierung, so macht es den Eindruck, daß dem Kern eine gewissermaßen überwiegende Bedeutung in der Determinierung der Gestaltungsvorgänge zukommt. Diesen Eindruck machen gewiß diejenigen Formen nicht, deren Eiprotoplasma eine fester fixierte Differenzierung auszeichnet (Ctenophora, Mollusca, Ascidiae, Amphibia u. a.).

Wenn wir am Schluß dieses Kapitels uns noch einmal die Frage stellen, was eigentlich durch die Boverischen Experimente über polyspermische Zeugung in bezug auf das uns jetzt interessierende Problem nachgewiesen worden ist, so glaube ich meine vorhergehende Diskussion in folgender Weise zusammenfassen zu können:

Festgestellt wurde die Verschiedenwertigkeit der Chromosomen und hiermit auch die spezielle Kerndifferenzierung konstatiert. Diese Differenzierung ist im Kernapparat so fest fixiert, daß keine Umdifferenzierung resp. irgendeine Regulation hier möglich ist. Zur normalen Ausgestaltung des Echinidenkeimes ist demnach die unbeeinträchtigte Funktion aller so beschaffenen Kernkomponenten unumgänglich nötig, während die Verletzung des Plasmaapparates dank der großen Regulationsfähigkeit kompensiert werden kann.

Es ist hier jedoch ein wichtiger Umstand noch hervorzuheben: zwischen den Mitteln der normalen Ausgestaltung und dem Vererbungsbegriff besteht doch ein tiefgreifender Unterschied. Es ist ohne weiteres klar, daß die normale Ausgestaltung eine Vorbedingung der Vererbung bildet, das ist jedoch nicht alles. Erst wenn konstatiert werden kann, daß gewisse charakteristische elterliche Merkmale sich im Nachkommen wiederholen, kann von Vererbung gesprochen werden. Wenn aber gewisse Mittel zur Entwicklung fehlen, so können eventuell die dem Keim potentiell inhärenten Anlagen in ihrer Entfaltung gehemmt werden.

?) Radiumexperimente an tierischen Keimzellen und das Vererbungsproblem.

In neuerer Zeit wurde im Biologischen Institut der Berliner Universität eine Anzahl von Experimenten über den Einfluß der Radiumstrahlen an tierischen Keimzellen ausgeführt, welche von den Autoren ebenfalls mit dem Vererbungsproblem in Zusammenhang gebracht wurden. O. HERTWIG hat in einer Reihe von Mitteilungen versucht, die Ergebnisse dieser Versuche als „Beweis für die Idioplasmanatur der Kernsubstanzen“ zu verwerten. Ueber diese Versuche resp. über einen Teil derselben habe ich bereits bei der Besprechung der Zeugung durch Kreuzbefruchtung berichtet.

Die Experimente von O. HERTWIG (81, 82) wurden an Froschkeimzellen, an Kröten, *Triton*-Elementen ausgeführt. Die Samenfäden und Eier wurden mit Radium- oder Mesothoriumpräparaten bestrahlt, was zwar keine mikroskopisch sichtbaren Veränderungen in ihnen hervorruft, jedoch sich nichtdestoweniger durch Abweichungen und Hemmungen in der nachfolgenden Entwicklung geltend macht. Dasselbe gilt auch für das befruchtete Ei. O. HERTWIG (81) hat in dieser Hinsicht festgestellt: „die Bestrahlung des befruchteten Eies während des ersten Furchungsstadiums schädigt um so mehr die Entwicklung und bringt sie um so früher zum Stillstand, je stärker das verwandte Radiumpräparat und die Dauer seiner Einwirkung ist.“

Ist das Präparat stark, oder dauert die Exposition sehr lange, so erfolgt eine vollständige Hemmung der Entwicklung oder der Zerfall der Keime. Bei leichterer Affizierung dagegen können die Larven auch einige Wochen lang leben, sie zeigen sich aber, wie das HERTWIG nennt, „radiumkrank“. Solche Larven sind gewöhnlich zwerghaft verkümmert, oft wurden an ihnen verschiedene Mißbildungen, wie Spina bifida, Anencephalie usw., konstatiert. Manche Organe erscheinen auch besser ausgebildet. Darm, Chorda, Vorniere erscheinen normal, an anderen dagegen, wie Zentralnervensystem, Augen, Herz und Blut, konnten bedeutsame Veränderungen nachgewiesen werden. O. HERTWIG behauptet, daß die Ursache der pathologischen Veränderungen, welche in den sich entwickelnden Keimen auftreten, in der Schädigung der Kernsubstanz besteht. Die von SCHWARZ und SCHAPER und WERNER vertretene Anschauung, daß es sich bei pathologischen Veränderungen, welche durch Radium veranlaßt werden, um Zersetzung des Lezithins handelt, hält O. HERTWIG für unrichtig. In einer seiner letzten Arbeiten (82) gibt O. HERTWIG an, daß das Chromatin schon durch kleinste Dosen radioaktiver Strahlung in seinen Lebenseigenschaften verändert und durch größere Dosen so geschädigt wird, daß es die Fähigkeit zu wachsen und sich durch Mitose in gesetzmäßiger Weise zu vermehren verliert, sodann einem allmählichen Zerfall unterliegt, dem dann auch der in demselben enthaltene Zellkörper anheimfällt.

Im HERTWIGschen Institut wurden für diese These zahlreiche Belege auf experimentellem Wege gewonnen.

1) PAULA HERTWIG (84) hat festgestellt, daß *Ascaris*-Eier, die mehrere Stunden mit Radiumpräparat bestrahlt wurden, pathologische Kernteilungsfiguren zeigen.

2) GÜNTHER HERTWIGS (73—75) Experimente an Seeigeleiern ergaben, daß die mit Radiumstrahlen geschädigten Spermatozoen zwar

die Anregung zur Entwicklung verleihen können, daß aus den Spermaköpfen jedoch keine normalen Chromosomen entstehen, und das anomale Chromatin aus dem Kernapparat des Keimes eliminiert wird.

3) Beim Froschei hat Paula Hertwig (85) und bei der Forelle Oppermann die Ausschaltung des durch Radiumbestrahlung veränderten männlichen Chromatins festgestellt.

4) Mit der Ausschaltungserscheinung harmonieren die Bestimmungsresultate der Kerngrößen in somatischen Geweben der Radiumlarven, die kleiner als die Kerne der normalen Kontrollarven sind und bei denen die Anzahl der Chromosomen sich als geringer erweist.

Alle diese Argumente sprechen also dafür, daß durch Radiumbestrahlung in erster Linie die Kernsubstanzen der Geschlechtselemente affiziert werden; diese Veränderung soll nun nach O. Hertwig für den pathologischen Ablauf des Entwicklungsprozesses radiumkranker Keime verantwortlich gemacht werden.

Die Versuche im Hertwigschen Institute wurden hauptsächlich so angestellt, daß sie in vier Serien durchgeführt wurden: a) Bestrahlung der bereits früher befruchteten Eier, b) Bestrahlung der Samenfäden, welche dann zur Befruchtung unbestrahlter Eier verwandt werden, c) Bestrahlung der Eier und Befruchtung derselben mit unbestrahlten Samenfäden, d) Bestrahlung der Eier und Spermatozoen vor der Befruchtung.

Aus diesen Versuchen ergab sich, daß in der Serie b und c die Lebensfähigkeit größer ist als in den übrigen, was O. und G. Hertwig darauf zurückführen wollen, daß die Intaktheit eines der Geschlechtskerne hier das Leben der Keime verlängert. Wurde nämlich in der a-Serie der ganze Furchungskern durch Radiumbestrahlung abgeschwächt, so konnte die Entwicklung mit pathologischem Kernapparat nicht normal verlaufen. Die Befruchtung des geschädigten Eies mit gesundem Spermatozoon soll eine Auffrischung und Verjüngung des Keimes herbeiführen. Dieselbe Erscheinung tritt auch in der b-Serie der Hertwigschen Experimente entgegen. „Es macht also im Endergebnis keinen bemerkenswerten Unterschied aus, ob das Ei vor der Befruchtung bestrahlt und mit einem gesunden Samenfaden befruchtet oder ob umgekehrt das gesunde Ei mit einem bestrahlten Samenfaden befruchtet wurde. Beide Keimzellen verhalten sich dabei in bezug auf ihre Fähigkeit, die Radiumwirkung auf das Zeugungsprodukt zu übertragen[1]) und auf den Verlauf des Entwicklungsprozesses dadurch einzuwirken, als durchaus gleichwertige Faktoren" (Hertwig, 83, p. 125).

O. und G. Hertwig schließen hier jeden Einfluß des Protoplasmas aus. Wäre es nämlich möglich, daß auch die Veränderungen im Protoplasma von Bedeutung wären, so müßte man in Anbetracht der analogen Resultate in b- und c-Serie annehmen, daß auch Samenfadenplasma in der c-Serie beeinflußt wird und daß diese Veränderungen eventuell für die Radiumkrankheit verantwortlich sind. Das hält aber Hertwig für unzulässig, „da in ihm (dem Samenfaden) Protoplasma und Nahrungsdotter so gut wie gar nicht vorhanden sind und ihre geringe Menge eine so homöopathische Dosis ist, daß sie sich bei ihrer Verteilung im Ei wie ein Tropfen im Meer spurlos verlieren würde" (O. Hertwig, 83, p. 125).

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

O. und G. HERTWIG haben auch Kreuzungsexperimente ausgeführt, in denen hauptsächlich die Spermatozoen mit Radiumstrahlen behandelt wurden. Die Versuche ergaben Larven, welche wie parthenogenetische aussahen; so z. B. in den Versuchen von O. HERTWIG (82), welcher die Eier von *Triton vulgaris*, nachdem sie 2—2¼ Stunden zwischen zwei starken Mesothoriumpräparaten bestrahlt worden waren, mit Samenfäden von *Salamandra maculata* befruchtete. Ueber diese Experimente habe ich bereits im Kapitel über Kreuzung berichtet (vgl. p. 879 u. ff.). Vom Standpunkte der Vererbungslehre hat diese Versuchsreihe deshalb vorläufig keine größere Bedeutung, da wegen der großen Sterblichkeit der Tiere der Kontrollkulturen (Kreuzung derselben Tierspecies ohne Spermabestrahlung) sich nicht konstatieren läßt, ob durch Schädigung des männlichen Kernapparates das Auftreten gewisser väterlicher Merkmale aufgehoben oder gehemmt wurde.

Interessant wären auch die Versuchsresultate von G. HERTWIG (75), welcher die Kröteneier mit Radiumstrahlen behandelte und sodann mit Froschsamen befruchtete. Man sollte hier rein väterliche Charaktere der Bastarde erwarten. Leider waren hier weder Kontrollkulturen für spätere Stadien möglich, noch hat sich die Versuchskultur über das Gastrulastadium hinaus züchten lassen. Aus diesem Grunde haben die gesamten bisher von HERTWIG veröffentlichten Kreuzungsexperimente keine für Vererbungsprobleme verwertbaren Resultate ergeben.

Aus den vorher hier geschilderten Versuchsresultaten ziehen G. und O. HERTWIG Schlüsse auf die Bedeutung des Kernes bei dem Vererbungsprozesse, sie betrachten nämlich die Ergebnisse der Radiumexperimente an tierischen Keimzellen als einen Beweis für die Idioplasmanatur[1]) der Kernsubstanzen. Diese Experimente, welche sehr interessant sind und über die Bedeutung des Kernes bei dem Gestaltungsgeschehen wichtige Schlüsse gestatten, scheinen mir jedoch absolut nicht geeignet zu sein, um aus ihnen etwas über die Rolle des Kernes bei der Vererbung zu schließen. Bei dem Vererbungsproblem handelt es sich doch nach den gegenwärtig in der Biologie angenommenen Anschauungen um Uebertragung gewisser Art- oder Individuumsmerkmale, mögen sie morphologisch oder physiologisch sein, von einer Generation auf die andere. Das abnorme Entwicklungsgeschehen kann doch mit dem Nichtvererben nicht für identisch gehalten werden. Die Experimente von O., P. und G. HERTWIG beweisen, daß die Keime, welche aus den mit Radiumstrahlen behandelten Keimelementen entstehen, krüppelhaft sind, sie zeigen, daß diese Krüppelhaftigkeit ein gewisses genau charakteristisches Krankheitsbild darstellt (Radiumkrankheit), endlich beweisen die Forschungen des Berliner Biologischen Institutes, daß diese Krankheit durch Veränderung im Kerne der Geschlechtszellen hervorgerufen wurde. Mir scheint es aber, daß wir auf Grund dieser Angaben absolut nicht zu der Behauptung berechtigt sind, daß die Vererbungssubstanz im Kerne lokalisiert ist. O. HERTWIG (83, p. 125) spricht von der „Uebertragung der Radiumwirkung auf das Zeugungsprodukt“, diese Uebertragung vollzieht sich jedoch von

---

1) Als Idioplasma betrachtet O. HERTWIG (nach NÄGELI) diejenige Substanz, welche vorzugsweise bei der Vererbung von Bedeutung ist. Idioplasma soll demnach für den „Träger erblicher Eigenschaften“ gehalten werden (O. HERTWIG, 83, p. 120).

dem Geschlechtselement auf den aus ihm entstehenden Embryo nicht von einer auf die andere Generation. Wenn z. B. in den Experimenten von Herbst nachgewiesen wurde, daß man durch die Einwirkung gewisser entsprechend starker äußerer Faktoren auf die Geschlechtselemente krüppelhafte Larven bekommen kann, so ist dadurch der erste Schritt zur Erkenntnis dieser Erscheinung gemacht. Wenn wirklich das Protoplasma bei der Radiumwirkung intakt bleibt, wenn also die Hypothesen von Exner, Schwarz, Werner, wie Hertwig angibt, unrichtig sind, so bedeuten die Hertwigschen Resultate einen Fortschritt, da wir jetzt wissen, daß sich durch spezielle Schädigung des Kernes der Geschlechtselemente allein Abnormitäten in der Gestaltung der Larven hervorrufen lassen. Ob jedoch der Kern oder das Protoplasma die Vererbungsträger der elterlichen Eigenschaften sind, das ergibt sich aus keinem von den Hertwigschen Versuchen mit Radium.

Wäre es wirklich berechtigt, aus diesen Experimenten, in denen die Kernschädigung der Geschlechtselemente die Alternation des normalen Entwicklungsgeschehens herbeiführt, etwas über Vererbung zu schließen, so könnte man z. B. aus den Versuchen von O. Hertwig (76a), in denen er durch Zentrifugierung der Froscheier ihr Protoplasma schädigte hat und Alteration der Entwicklung hervorrief, folgern, daß nur dem Protoplasma die Idioplasmanatur zukommt. Durch mechanische Faktoren hat O. Hertwig die Plasmastruktur des Eies verändert, was eine pathologische Entwicklung von ebenfalls charakteristischem Bilde zur Folge hatte.

Zusammenfassend möchte ich noch einmal betonen, daß die Experimente mit Radiumeinwirkung auf die Geschlechtselemente nicht dazu berechtigen, zu entscheiden, ob die Vererbung nur durch den Kern oder durch den Kern und das Protoplasma zustande kommt.

η) Reziproke Kreuzungen bei *Oenothera*-Arten als Material zur Analyse der Lokalisation der vererbungstragenden Substanzen.

An botanischem Material hat in neuerer Zeit de Vries (181) Experimente angestellt, deren Ergebnisse als Grundlage zu einer sehr wichtigen Analyse auf dem Gebiete des in Rede stehenden Problems verwertet wurden. Die Arbeit von de Vries bezieht sich auf die doppeltreziproken Bastarde von *Oenothera biennis* und *Oenothera muricata*. Dem berühmten holländischen Forscher ist aufgefallen, daß die reziproken Bastarde zwischen zwei Arten einander ungleich sind. Kreuzt man z. B. zwei Arten A♀ × B♂ und B♀ × A♂ miteinander, so erhält man ungleich aussehende Mischlinge, die de Vries doppeltreziproke Bastarde nennt. Als Material wurde *Oenothera biennis* und *O. muricata* benützt. Die reziproken Bastarde dieser Arten waren beide patroklin, also stets dem Vater ähnlich, obschon auffallende Unterschiede zwischen ihnen und den Eltern konstatiert werden konnten, und zwar sowohl in morphologischer Hinsicht als in ihren Reizerscheinungen. Trotz der Aehnlichkeit mit dem Vater zeigten aber die Bastarde eine gewisse Neigung in der Richtung der Merkmale der Mutter. Alle waren konstant in weiterer reiner Kultur.

Sodann führte de Vries eine reziproke Kreuzung zwischen den Bastarden durch, und zwar, indem an erster Stelle immer die Mutter, an zweiter der Vater geschrieben wird, nach der Formel:

(*O. biennis* × *O. muricata*) × (*O. muricata* × *O. biennis*)
und umgekehrt
(*O. muricata* × *O. biennis*) × (*O. biennis* × *O. muricata*).

In der ersten Kombination entstanden Pflanzen, die nur die Merkmale von *O. biennis* aufwiesen, während die Charaktere von *O. muricata* vollständig ausgeschaltet waren.

In der zweiten Kombination hingegen stimmten die Merkmale des Bastardes mit *O. muricata*, während die von *O. biennis* ausgeschaltet wurden.

„Aus diesen Versuchen — sagt de Vries — läßt sich folgern, daß in den Eizellen und den Pollenkörnern nicht dieselben Eigenschaften vererbt werden und daß diejenigen, welche im Pollen vorhanden sind, nicht von den Eizellen übermittelt werden können, während ebensowenig die in den Samenknospen befindlichen vom Pollen übertragen werden können.

Oder mit anderen Worten: die Merkmale des Großvaters können nicht durch die Mutter und diejenigen der Großmutter nicht durch den Vater auf die Großkinder übertragen werden."

Bei der Erklärung dieser Erscheinung war der Gedankengang Goldschmidts (59) folgender: Es wird von ihm zuerst die Annahme gemacht, daß bei der Befruchtung der *Oenothera*-Arten durch Pollen einer anderen Art die beiderlei Zellkerne sich nicht in einer Zelle vertragen und daß bei manchen Kreuzungskombinationen auch der mütterliche Kern aus dem Zygoten eliminiert werden kann etwa im Sinne der Baltzerschen Chromosomenelimination.

Die Bastarde B[1] × M[2]) und M × B sind beide patroklin. In der Kombination B × M soll der mütterliche Kern aus dem Anteil an der Entwicklung ausgeschlossen werden; der Bastard besitzt demnach *biennis*-Plasma, aber nur *muricata*-Kernsubstanz. Steht man auf dem Boden der herrschenden Auffassung, daß die für die Vererbung entscheidenden Substanzen in den Chromosomen lokalisiert sind, so soll man nur väterliche Eigenschaften erwarten. Wenn sich aber trotzdem ein mütterlicher Einschlag im Bastard findet, so muß er durch den Einfluß des mütterlichen Plasmas bedingt sein. Für den reziproken Bastard gilt natürlich dasselbe, nur daß hier *muricata*-Plasma mit *biennis*-Kern vorliegt.

Goldschmidt (59) hat seine Vermutung durch zytologische Untersuchungen vollauf bestätigt: Es mußte nämlich zuerst nachgewiesen werden, ob in der Tat der eine von den Kernen bei dem Befruchtungsprozeß zugrunde geht. Fig. 332 zeigt die aufeinander folgenden Befruchtungsstadien, und aus ihren Bildern ist die Degeneration des mütterlichen Vorkernes zu erschließen. Daß einer von den Kernen zugrunde geht, ergibt sich auch aus der Chromosomenzählung; daß es sich um den mütterlichen Kern handelt, dafür sprach die Untersuchung der morphologischen Gestalt der Chromosomen, welche bei diesen Arbeiten verschieden sein sollen. Endlich haben auch die Messungen der Kerngrößen in Embryonen die Vermutung bestätigt, daß man es hier nicht mit Amphikaryonten zu tun hat.

Diese ganze Analyse führt Goldschmidt zu dem Schluß, daß die Vererbungsrichtung **hauptsächlich** (aber nicht ausschließlich) von dem Kern abhängt.

---

1) B = *Oenothera biennis*.
2) M = *Oenothera muricata*.

In Anbetracht dessen aber, daß diejenigen Embryonen, welche nur den väterlichen Kern enthielten, gewisse Merkmale der Mutter vollständig, die übrigen als Einschlag in das väterliche Artbild aufwiesen, schließt Goldschmidt und zwar mit Recht: „Also nimmt das Plasma ebenfalls an der Vererbung teil."

Aus der genauen Analyse der Kreuzungsexperimente geht jedoch auch ganz deutlich hervor, daß der große Einfluß, den auch der Kern ausübt, und die Spaltungserscheinungen ausschließlich von den Chromosomen abhängen. Auf eine genaue Schilderung dieser Analyse kann ich hier nicht eingehen und verweise in dieser Hinsicht auf das Original.

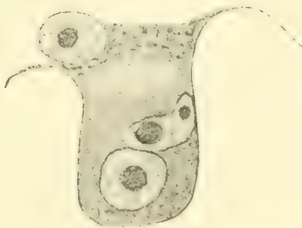


Fig. 332a.



Fig. 332b.

Fig. 332. Kreuzbefruchtungsvorgang *Oenothera biennis* ♀ × *muricata* ♂. Aufeinander folgende Stadien der Degeneration des weiblichen Vorkernes. Nach Goldschmidt (59).

9) Protoplasmabestandteile als Erbsubstanz der Geschlechtszellen (Mevessche Hypothese).

In den vorhergehenden Bemerkungen haben wir erfahren, daß die meisten Autoren die Erbsubstanz des Organismus in den Chromosomen des Kernes lokalisieren; ich habe jedoch hervorgehoben, daß sowohl auf cytologischem wie experimentellem Gebiete keine Argumente dafür sprechen, daß das Protoplasma von dem Anteil an der Determinierung der Vererbungsrichtung ausgeschlossen ist. Manche Kreuzungsversuche, verschiedene entwicklungsmechanische Studien und die soeben besprochene Goldschmidtsche Analyse der Bastardierungsversuche von de Vries können als Argumente für die Bedeutung des Protoplasmas als Vererbung determinierender Substanz angeführt werden.

In neuerer Zeit ist auf cytologischen Gebiete eine Reihe von Arbeiten erschienen, welche ebenfalls für die Beteiligung cytoplasmatischer Bestandteile der Geschlechtselemente sprechen. An erster Stelle sind hier die Arbeiten von Meves (114a—d) zu erwähnen, welcher mit ausgezeichnet verbesserter Technik differenzierte Bestandteile des Cytoplasmas genauer zu veranschaulichen vermochte.

Meves (114a, b) hat zuerst charakteristische, sich distinkt färbende, fadenförmige Bestandteile im Cytoplasma verschiedenster embryonaler Gewebe nachgewiesen, welche als Mitrochondrien bekannt waren, hat diese wie auch andere Bestandteile (Chondriokonten) als sogenannte Chondriosomen bezeichnet und die Meinung ausgesprochen, daß sie cytoplasmatische Vererbungssubstanz repräsentieren. In seiner weiteren Arbeit hat er das Vorkommen der Chondriosomen in den embryonalen Zellen der Hühnerembryonen nachgewiesen.

Der Nachweis der Chondriosomen als beständig im Plasma vorkommender Komponenten in verschiedenen embryonalen Geweben schien mir (56) jedoch nicht als ausreichend, um darauf die Hypothese über die Lokalisation der Erbsubstanz in den Chondriosomen aufzubauen. Ich habe auch auf die Wichtigkeit des Studiums der Geschlechtselemente und des Befruchtungsprozesses hingewiesen. Teilweise ist es auch seit jener Zeit geschehen. Meves hat in seinen zwei neuen Arbeiten die Befruchtung bei *Ascaris megalocephala* (114c und d) und bei *Phallusia mamillata* (114e) cytologisch auf das Vorkommen von Chondriosomen untersucht und nachgewiesen, „daß bei der Befruchtung geformte Bestandteile des Protoplasmas Plastosomen oder Plastochondrien aus dem Spermium in die Eizelle übertreten, in welcher sie Bestandteile gleicher Art vorfinden". In Anbetracht dessen, daß die Plastosomen die Elementarstruktur des Protoplasmas bilden, und daß sie Anlagen für verschiedenste Differenzierungen darstellen, die im Laufe der Ontogenese auftreten, glaubt Meves, daß die Plastosomen die Vererbungssubstanz des Protoplasmas, wie das Chromatin diejenige des Kernes, repräsentieren.

Auch in seiner neuesten Arbeit über *Phallusia*-Befruchtung weist Meves nach, daß das Spermatozoon Plastosomen in das Ei hineintransportiert. Das Ei besitzt auch eigene Plastosomen, welche dort von der Oogenese her bestanden. Meves glaubt, daß die von Samenfäden eingeführte plastosomatische Substanz keine nebensächliche Rolle spielen kann, sondern „eine nachhaltige Wirkung irgendwelcher Art ausüben muß". Diese plastosomatische Substanz stellt nach Meves „ein primitives, d. h. undifferenziertes neutrales Protoplasma" dar und „ihr Vorhandensein am Spermium — sagt Meves — ist mir alsdann nur verständlich, wenn sie zugleich einen protoplasmatischen Erbstoff repräsentiert".

Für mich, welcher seit Jahren die Anschauung vertritt, daß der Kernsubstanz kein Monopol bei der Vererbung zukommt, sondern daß auch das Protoplasma sich daran beteiligt, wäre wirklich ein positiver Nachweis der Mevesschen These recht willkommen. Aber bei dem jetzigen Sachverhalt wäre es noch verfrüht, die Deutung der von Meves beobachteten Tatsachen als bewiesen anzunehmen. Ich glaube, daß wir in dieser Beziehung noch nicht im klaren sind, da die Feststellung des beständigen Vorkommens der Plastosomen in den Geschlechtszellen, auch bei der Annahme ihrer neutralen, undifferenzierten Natur, für die Bedeutung dieser Elemente bei der Vererbung noch keinen entscheidenden Beweis liefert. Wie ich es stets für riskant gehalten habe, nur auf Grund morphologischer Beobachtungen und des Verhaltens beim Befruchtungsakt sich entschieden über die Bedeutung des Chromatins für die Vererbung auszusprechen, so glaube ich auch dasselbe für die Plastosomen behaupten zu müssen.

Die von Meves entdeckten Tatsachen und ihre Analyse können als Argument, leider aber nicht als Beweis gelten, daß die Erbsubstanz auch in den Plastosomen, nicht nur im Kernchromatin lokalisiert ist.

Man muß jedoch gestehen, daß besonders die zwei letzten Arbeiten von Meves einen wesentlichen Fortschritt in den cytologischen Studien über Vererbung bedeuten und daß vielleicht bei Vereinigung der cytologischen und experimentellen Methoden sich das Problem hier eindeutig aufklären wird.

ι) Zusammenfassung der Argumente für die Lokalisation der die Vererbungsrichtung determinierenden Substanzen.

Aus alledem, was wir in den vorhergehenden Bemerkungen vorgebracht haben, geht hervor, daß die cytologischen und noch mehr die experimentellen Studien sehr wichtige Argumente zutage gefördert haben, welche für die Bedeutung der Kernsubstanz bei dem Vererbungsprozeß sprechen.

1) Wir haben aus der cytologischen Literatur zahlreiche Argumente zitiert, welche auf die Kontinuität der chromatischen Substanz hinweisen. Die moderne Cytologie bringt aber auch Argumente für die Bedeutung der cytoplasmatischen Bestandteile für den Vererbungsprozeß.

2) Die Kreuzungsversuche ergeben ebenfalls, daß, wenigstens vom Gastrulastadium angefangen, die Vererbung von der Kernsubstanz abhängig ist.

3) Die Experimente, in denen die Kreuzungsmethode mit dem leichten Anstoß zur künstlichen Parthenogenese kombiniert wurde, sprechen dafür, daß die Verschiebung der Vererbungsrichtung vater- oder mutterwärts von dem Mengenverhältnis der männlichen Kernmasse zu der weiblichen abhängt.

4) Bewiesen, wenigstens für manche Tierformen (Echiniden), ist die Tatsache der qualitativen Verschiedenwertigkeit der Chromosomen (Boveri). Der Kern ist demnach in seiner Struktur nicht einheitlich, sondern speziell differenziert. Diese Kerndifferenzierung steht mit der Determinierung der normalen Gestaltungsrichtung in direktem Zusammenhang.

Diese Tatsache bedeutet, daß zur normalen Ausgestaltung des Embryos nach dem Gastrulastadium das Zusammenwirken einzelner verschiedenwertiger Chromosomen unumgänglich notwendig ist.

5) Es ist zu beachten, daß bisher durch kein Experiment nachgewiesen wurde, daß nur die Chromosomen als Vererbungsträger aufzufassen sind und daß dem Protoplasma jeder Anteil an der Uebertragung der elterlichen erblichen Eigenschaften abgesprochen werden muß. Wenn wir behaupten, daß vom Gastrulastadium ab die Vererbung der elterlichen Eigenschaften von der Kernsubstanz abhängt, so bedeutet es absolut nicht, daß nicht auch das Protoplasma daran Anteil nimmt.

Die Experimente von Herbst haben nachgewiesen, daß von dem Mengenverhältnis der väterlichen und der mütterlichen Substanz die Verschiebung der Vererbungsrichtung vater- oder mutterwärts abhängt; das bedeutet aber noch lange nicht, daß nicht auch durch andere Faktoren, welche eventuell auch das Protoplasma betreffen können, der gleiche Effekt zu erreichen wäre.

Als Gegenstück zu der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen (Boveri) kann die Verschiedenwertigkeit einzelner Plasmabereiche in bezug auf die Determinierung der normalen Gestaltungsrichtung bei sehr vielen Tierformen angeführt werden.

6) Die Experimente mit heterogener Befruchtung kernloser Eifragmente sprechen dafür, daß bei den Echiniden bis zum Gastrulastadium sicher nur das Protoplasma für die Vererbungsrichtung maßgebend ist.

7) Die von GOLDSCHMIDT durchgeführte Analyse der Befruchtungsvorgänge bei reziproker *Oenothera*-Artenkreuzung (DE VRIES) erbringt den positiven Beweis, daß auch das Protoplasma bei den Vererbungsprozessen mitwirkt. Dieselbe Analyse entscheidet jedoch, daß der Anteil der chromatischen Substanz noch beträchtlicher ist, und spricht auch entschieden dafür, daß die MENDELsche Gametenspaltung hauptsächlich von den Chromosomen abhängt.

Demnach muß zugegeben werden, daß die experimentelle Biologie ein sehr reiches Material gesammelt hat, welches für den Anteil der Kernsubstanz spricht.

Nach den meisten Autoren ist es auch nur die chromatische Kernsubstanz, welche als Vermittlerin bei der Uebertragung der erblichen Eigenschaften von einer Generation auf die andere dient. Man sagt im allgemeinen, daß man der plasmatischen Masse nicht alle Bedeutung abspricht, daß jedoch die chromatische Substanz allein die essentiellen Artmerkmale auf die Nachkommen überträgt. Ich teile diese Meinung insofern nicht, als ich in der Biologie absolut keine Beweise finde, welche gegen den Anteil des Protoplasmas sprechen. Dafür, daß sich das Protoplasma an dem Vererbungsprozeß beteiligt, sprechen, wie wir aus obigen Bemerkungen ersehen können, zahlreiche Befunde, sowohl auf dem Gebiete der Cytologie als auch der experimentellen Entwicklungsphysiologie; das wird jedoch gewöhnlich von den meisten Autoren übersehen.

7. Die Chromosomen und die MENDELschen Regeln.

Das Problem der alternativen Vererbung wollte man nach der Begründung der biologischen Bedeutung, welche den Chromosomen bei der Aufrechterhaltung der Kontinuität von spezifischen Eigenschaften der lebendigen Materie zukommt, mit dem Verhalten der Chromosomen bei den Reifungsstadien der Gameten in Zusammenhang bringen, besonders diejenigen Autoren, welche die Meinung vertreten, daß verschiedene Körpereigenschaften, und zwar sowohl die morphologischen als auch die physiologischen Charaktere, durch einzelne Chromosomen der Zelle resp. durch verschiedene Teile dieser Chromosomen in der Zelle vertreten sind. Die morphologische Verschiedenheit der Chromosomen wurde bei manchen Objekten bereits positiv nachgewiesen, wie ich es übrigens oben bereits erwähnt habe (p. 892). Es drängt sich die Frage auf, warum die Spaltung der Eigenschaften eintritt, warum diese Eigenschaft in der F_2-Generation in einem bestimmten Zahlenverhältnis der Individuen erfolgt.

GOLDSCHMIDT (58, p. 374) gibt in Anlehnung an HEIDER und andere Autoren dieser Erscheinung folgende Erklärung: „Angenommen, die Chromosomen sind die Träger der erblichen Eigenschaften, dann können wir uns in folgender Weise ableiten, was mit den betreffenden Chromosomen bei einer Bastardierung geschieht. Angenommen, die Normalzahl beider Bastardeltern sei 8 Chromosomen, so haben ihre Geschlechtszellen als reduzierte Zahl 4. Nehmen wir nun an, von diesen vieren bedinge eines bei der Bastardmutter ein schwarzes Fell. Wir können dann die 3 Chromosomen der reifen Eizelle, die zu den anderen Eigenschaften des Tieres gehören, punktiert wiedergeben und das Schwarzfellchromosom schwarz. Der Bastardvater unterscheide sich von der Mutter durch ein weißes Fell und habe dementsprechend außer

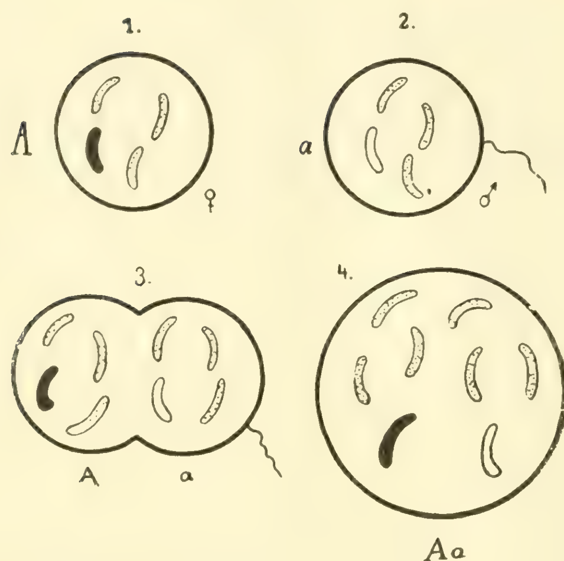


Fig. 333. Schema des Verhaltens der Chromosomen bei der Bastardbefruchtung (in Anlehnung an Heider aus Goldschmidt).

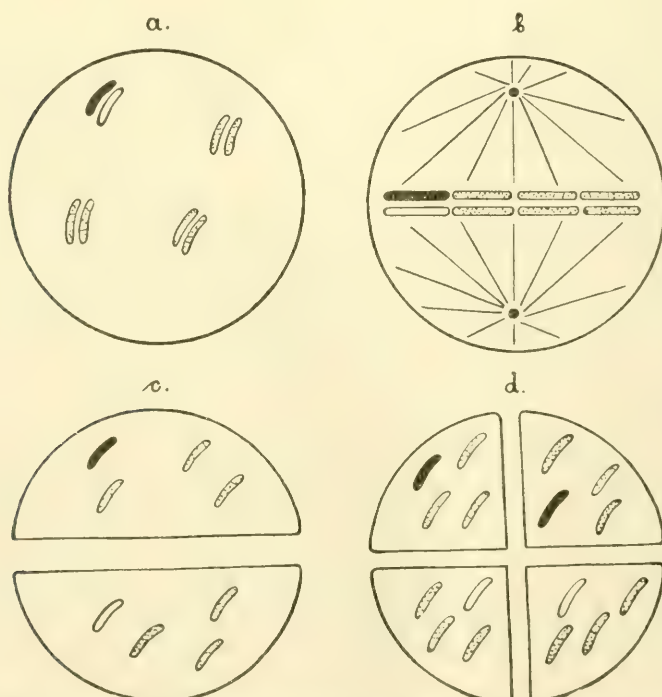


Fig. 334. Das Verhalten der Chromosomen bei der Reifung der Geschlechtszellen des Bastardes Aa von Fig. 333, schematisch dargestellt. Nach Goldschmidt.

den 3 punktierten ein weißes Chromosom. Die Geschlechtszellen der P-Generation[1]) sehen dann so aus, wie es Fig. 333, 1 u. 2 zeigt. Fig. 333, 3 gibt deren Vereinigung bei der Befruchtung wieder, und 333, 4 zeigt den Chromosomenbestand des Bastardes in F_1. Fig. 334 stellt nun dar, wie in diesem Bastard die Reifung der Geschlechtszellen verlaufen muß. In der Synapsis[2]) vereinigen sich die homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen paarweise. Es kommen somit drei punktierte Paare zusammen und natürlich auch das schwarze Fellfarbechromosom mit dem weißen Vertreter der entsprechenden Eigenschaft (a). So treten nun die Chromosomenpaare in die Reduktionsteilung ein (b) und werden dort auseinandergeteilt, so daß jede Tochterzelle 3 punktierte Chromosomen erhält, die eine aber dazu ein schwarzes, die andere ein weißes (c). Da aber die zweite Reifeteilung, die eine gewöhnliche Zellteilung darstellt, an dieser

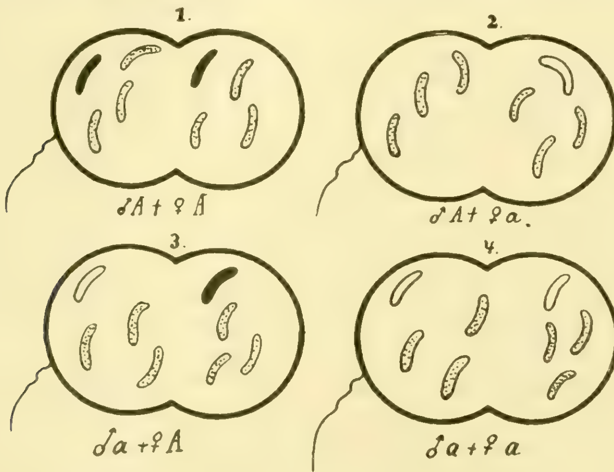


Fig. 335. Schema der vier Möglichkeiten der Befruchtung zwischen zwei Gameten des Bastardes Aa, deren Bildung in zwei nach den Farbchromosomen verschiedenen Arten Fig. 333 zeigte. Nach GOLDSCHMIDT.

Verteilung nichts mehr ändert, so ist das Endresultat, daß zwei Sorten von Geschlechtszellen entstehen, eine, die in bezug auf die Fellfarbe nur das schwarze Chromosom, eine, die nur das weiße enthält, das heißt mit anderen Worten nichts anderes als in bezug auf jene Eigenschaften reine Gameten (d). Es werden also von beiden Geschlechtern in F_1 die zwei Sorten von Gameten gebildet. Bei der Befruchtung zwischen zwei solchen Bastardindividuen können sich somit die Geschlechtszellen auf vier Arten je nach Zufall zusammenfinden, wie es Fig. 335 zeigt. Entweder kommen zwei Gameten mit schwarzen Chromosomen zusammen, oder die Samenzelle hat das

1) Vgl. p. 960.

2) Als Synapsis wird dasjenige Reifungsstadium bezeichnet, wo in der Ovocyte I Ord. resp. Spermatocyte I. Ord. (vgl. p. 572 u. ff.) sich bei Vorbereitung zur ersten Reifungsmitose die genannten Chromosomen lateral dicht an der Kernmembran zusammengedrängt anlegen. Die Autoren stellen sich vor, daß in diesem Moment das väterliche und das mütterliche Chromatin der vorhergehenden Generation sich zum erstenmal miteinander vermischen.

schwarze, die Eizelle das weiße Chromosom, oder das Umgekehrte ist der Fall, oder endlich beide kopulierende Gameten haben das weiße. Nennen wir das schwarze Chromosom A, das weiße a, so haben wir hier ganz klar das Mendelsche Spaltungsverhältnis für F_2—AA : Aa : aA : aa".

Das, was hier als ein Merkmal geschildert wurde, kann auch für mehrere gelten, man muß nur annehmen, daß verschiedene Merkmale durch verschiedene Chromosomen resp. Mikrosomen d. i. Bestandteile der Chromosomen repräsentiert sind.

Ich habe hier die gewöhnlich in der Bastardierungslehre angenommene Hypothese geschildert, welche die Mendelschen Regeln teilweise erklärt. Ich sage „teilweise", da die Dominanzregel hier keine Erklärung findet.

Bei weiterer Beurteilung dieser Hypothese muß beachtet werden, daß hier viele bisher nicht bewiesene Voraussetzungen gemacht werden müssen, auf die sich diese Hypothese stützt. Zuerst muß angenommen werden, daß die gesamten Merkmale des Organismus nur in den Chromosomen ihre Anlagen haben, sodann muß für das Synapsisstadium die Erklärung angenommen werden, daß dort das männliche und das weibliche Chromatin, welches von der vorhergehenden Generation herstammt, wirklich bis zu diesem Moment gesondert blieb und daß es jetzt kopuliert. Gegen diese Interpretation wurden sogar vom cytologischen Standpunkte Bedenken erhoben.

In Anbetracht dessen aber, daß diese Hypothese sehr weit verbreitet ist und daß sie durch die neuesten Forschungen von Goldschmidt (59) eine weitere Stütze zu gewinnen scheint, habe ich es für meine Pflicht gehalten, sie hier in dieser kurzen Skizze anzuführen.

8. Schlußbemerkungen zum Vererbungskapitel.

Die rege Arbeit, welche sich auf dem Gebiete des Vererbungsproblems entwickelt und deren Ergebnisse ich hier nur skizziert habe, ist noch lange nicht am Ziele. Es bleiben noch äußerst wichtige Probleme unentschieden, und zwar sowohl aus dem Gebiete der Vererbungserscheinung als solcher, als auch in ihrer wissenschaftlichen Aufklärung. Das Problem der Vererbung von somatogen erworbenen Eigenschaften, welches in neuerer Zeit eine bedeutend bessere Präzisierung und in vielen Punkten Aufklärung gewonnen hat, ist noch nicht erledigt. Das Studium in reinen Linien, die Experimente mit Gonadentransplantation scheinen hier vielversprechend zu sein.

In dem Problem der Vererbung nach dem Mendelschen Typus ist bisher zu wenig über die Ursachen bekannt, welche das Dominieren oder die Rezessivität bedingen.

Aber auch das eigentliche Wesen der „Anlagen" ist absolut dunkel. Ob es Fermente oder andere materielle Substanzen sind, welche Eigenschaften ihnen zukommen, das sind alles Fragen, welche in der nächsten Zukunft wahrscheinlich noch nicht ihre Lösung finden werden. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß in Anbetracht dessen auch das Aktivieren dieser uns absolut unbekannten Anlagen vollständig unverständlich ist.

Nach meiner Beurteilung kann man die Lösung dieser für jeden Biologen so wichtigen Fragen von der Entwicklungsphysiologie resp. Entwicklungsmechanik erwarten, welche in kausaler Richtung die Erscheinungen der Gestaltung auf experimentellem Wege zu erforschen sucht. Die Charaktere, welche die elterlichen Organismen gekenn-

zeichnet haben, treten im Laufe der Entwicklung zutage, und die kausalen Momente, welche dieses Aktivieren der in den Keimen inhärenten Anlagen bewirken, können nur durch das Studium der Entwicklung mit Hilfe aller modernen chemischen und biologischen Forschungsmethoden ermittelt werden.

Literatur.

(L. Vererbungsproblem.)

(NB. In diesem Literaturverzeichnis sind nur die im Text zitierten Arbeiten angegeben. Das Literaturverzeichnis hat keinen Anspruch auf Vollständigkeit der Literatur des ganzen Vererbungsproblems.)

1. **Baltzer, F.**, *Ueber die Chromosomen der Tachea (Hetix) hortensis, Tachea austriaca und der sogenannten einseitigen Bastarde T. hortensis ✕ T. austriaca. Arch. f. Zellf., Bd. 11 (1913).*

1a. **Barfurth, D.**, *Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung der Hyperdactylie bei Hühnern. 1. Mitteil. Der Einfluß der Mutter. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 26 (1908).*

2. — *Experimentelle Untersuchung über die Vererbung der Hyperdactylie bei Hühnern. 2. Mitteil. Der Einfluß des Vaters. Ebenda, Bd. 27, (1909).*

3. — *Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung der Hyperdactylie bei Hühnern. 3. Mitteil. Kontrollversuche und Versuche am Landhuhn, Ebenda, Bd. 31 (1911).*

4. **Bateson, W.**, *and Mies* **Saunders, E. R.**, *Reports to the Evolution. Committee of the Royal Society I, London 1902.*

5. —, *Miss* **Saunders, E. R.**, **Punnet, R. C.**, *and* **Hurst, C. C.**, *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society, II, London 1905.*

6. —, *Miss* **Saunders, E. R.**, *and* **Punnet, R. C.**, *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society III, London 1906.*

7. — *Mendel's principles of heredity, Cambridge 1909.*

8. **Baur, E.**, *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, Berlin 1911.*

8a. **Baur, E.**, *Die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften im Lichte der neuen experimentellen Forschungen. Arch. f. soz. Hygiene, Bd. 8 (1913).*

8b. — *Pfropfbastarde, Periklinalchimären und Hyperchimären. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. 27 (1909).*

9. **Boveri, T.**, *Zellenstudien. II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris megalocephala, Jena (G. Fischer).*

10. — *Ueber die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2 (1895).*

11. — *Polarität der Ovocyte, Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus. Zool. Jahrb., Bd. 14 (1901).*

11a. — *Merogonie (Y. Delage) und Ephebogenesis (B. Ravitz), neue Namen für eine alte Sache. Anat. Anz., Bd. 19 (1901).*

12. — *Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena 1904.*

13. — *Zellenstudien, V. Ueber Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen, Jena 1905.*

13a. — *Zellenstudien, VI. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns, Jena 1907.*

14. **Brown-Secquard,** *Nouvelles recherches sur l'épilepsie due à certaines lésions de la moelle épinière et des nerfs rachidiens. Archives de Physiol. normale et pathol., T. 1 (1868); T. 2 (1869).*

15. — *Quelques faits nouveaux relatifs à l' épilepsie qu'on observe à la suite de divers lésions du système nerveux, chez les cobayes. Ebenda, Vol. 4 (1872).*

16. **Bury, J.**, *Experimentelle Untersuchungen über die Einwirkung der Temperatur 0° auf die Entwicklung der Echinideneier. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 36 (1913).*

17. **Castle, W. E.**, *The heredity of the sex. Bull. Mus. comp. Zool., Vol. 40 (1903).*

18. — *Heredity in relation to evolution and animal breeding, New York and London 1911.*

18a. — *in collaboration with* **Walter, H. E.**, **Mullenix, R. C.** *and* **Cobb, S.**, *Studies of Inheritance in Rabbits. Contrib. Zool. Lab. Museum Comp. Zool. Harvard Coll. No. 199, 1909. — Auch Publ. No. 114, Carnegie Inst. of Washington.*

19. **Castle, W. E.**, *and* **Philipps**, *On germinal transplantation in Vertebrates. Published by the Carnegie Institution of Washington, 1911.*
20. **Child, C. M.**, *Amitosis in Moniezia. Anat. Anz., Bd. 25 (1904).*
21. — *Some considerations regarding so-called formative substances. Biol. Bull., Vol. 9 (1906).*
22. — *Studies on the relation between amitosis and mitosis. I. II. Biol. Bull., Vol. 12 (1907).*
23. — *Idem. III, IV, V. Ebenda, Vol. 13 (1907).*
24. — *The occurrence of amitosis in Moniezia. Ebenda, Vol. 18 (1910).*
25. — *Die physiologische Isolation von Teilen des Organismus. Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech., Heft 11 (1911).*
26. — *Studies on the dynamics of morphogenesis and inheritance in experimental reproduction. I. The axial gradient in Planaria dorotocephala as a limiting factor in Regulation. Journ. of exp. Zool., Vol. 10 (1911).*
27. — *Idem. IV. Certain dynamic factors in the regulatory morphogenesis of Planaria dorotocephala in relation to the axial gradient. Ebenda, Vol. 13 (1912).*
28. — *Idem. V. The relation between resistance to depressing agents and rate of metabolism in Planaria dorotocephala and its vulue as a method of investigation. Journ. of exper. Zool., Vol. 14 (1903).*
29. **Conklin, E. G.**, *Cleavage and differentiation. Woods Hole Biol. Lectures, 1898.*
30. — *Organ-forming Substances in the eggs of Ascidians. Biol. Bull., Vol. 8 (1905).*
31. — *The mechanism of heredity. Science, N. S. Vol. 27 (1908).*
32. **Correns, C.**, *Ueber Vererbungsgesetze, Berlin 1905.*
33. — *Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes, Berlin 1908.*
34. — *Idem. Berlin 1909.*
34a. — *Der Uebergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblätterigen und gestreiftblühenden Mirabilis-Sippen. Ber. der D. Bot. Ges., Bd. 28 (1910).*
35. **Correns-Goldschmidt**, *Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes, Berlin (Gebr. Bornträger) 1913.*
36. **Cuénot, L.**, *L'hérédité de la pigmentation chez les Souris (3. Note). Arch. de Zool. exp. et gén., Ser. 4, T. 2 (1904).*
37. **Darbishire, A. D.**, *Breeding and the Mendelism discovery, London, New York, Toronto and Melbourne 1912.*
38. **Davenport, C. B.**, *Inheritance in poultry. Washington Carnegie Inst., 1906.*
39. — *The transplantation of ovaries in Chickens. Journ. of Morph., Vol. 22 (1911).*
40. **Doncaster, L.**, *On the inheritance of tortoiseshell and related coulours in cats. Proc. Cambridge Phil. Soc., Vol. 13 (1904).*
41. — *and* **Raynor, G.**, *Breeding experiments with Lepidoptera. Proc. of the Zool. Soc. London, 1906.*
42. **Driesch, H.**, *Ueber rein mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 7 (1898).*
43. — *Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. Ebenda, Bd. 10 (1900).*
44. — *Zur Cytologie parthenogenetischer Larven von Strongylocentrotus. Ebenda, Bd. 19 (1905).*
45. **Fick, R.**, *Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. u. Entw.-Physiol., Anat. Abt., 1905.*
46. — *Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen. Bastardregeln. Ergeb. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 16 (1907).*
47. **Fischel, A.**, *Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 6/7 (1897/1898).*
48. **Fischer, E.**, *Transmutation der Schmetterlinge infolge Temperaturänderungen. Experimentelle Untersuchungen über die Phylogenie der Vanessen, Berlin 1894.*
49. — *Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Ztschr. f. Entom., Bd. 6 (1901).*
50. — *Weitere Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Ebenda, Bd. 7 (1902).*
51. **Flemming, W.**, *Ueber Teilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attraktionssphären. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 37 (1891).*
52. **Galton, F.**, *Natural inheritance, London and New York 1889.*
53. **Garbowski, T.**, *Ueber Blastomerentransplantation bei Seeigeln. Bull. de l'Ac. d. Sc. de Cracovie 1904.*

54. **Godlewski, jun., E.**, *Die Hybridisation der Echiniden und Crinoiden. Ebenda, 1905.*
55. — *Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 20 (1906).*
56. — *Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet, Leipzig 1909.*
57. **Goldfarb, A. J.**, *Studies in the production of grafted embryos. Biol. Bull., Vol. 23 (1913).*
58. **Goldschmidt, R.**, *Einführung in die Vererbungswissenschaft, Leipzig 1911.*
59. — *Die Merogenie der Oenoterabastarde und die doppeltreziproken Bastarde von de Vries. Arch. f. Zellforsch., Bd. 9 (1912).*
60. **Goodale, H. D.**, *Sex and its relation to the barring factor in poultry. Science, N. S. Vol. 29 (1909).*
60a. **Gurwitsch, A.**, *Morphologie und Biologie der Zelle, Jena (G. Fischer) 1904.*
61. **Guthrie, C. C.**, *Further results of transplantation of Ovaries in Chickens. Journ. of experim. Zool., Vol. 5 (1908).*
62. **Haacke, W.**, *Die Gesetze der Rassenmischung und die Konstitution des Keimplasmas. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 21 (1906).*
63. **Häcker, V.**, *Mitosen im Gefolge amitose-ähnlicher Vorgänge. Anat. Anz., Bd. 17 (1900).*
64. — *Allgemeine Vererbungslehre, Braunschweig 1911.*
65. **Hagedoorn, A.**, *On the purely motherly character of the hybrids produced from the Eggs of Strongylocentrotus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 27 (1909).*
66. **Hähnle, E.**, *Der heutige Stand der Erblichkeitsfrage in der Neuro- und Psychopathologie. Neurolog. Ctbl., Jg. 33 (1904).*
66a. **Hanel, E.**, *Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von Hydra fusca. Jen. Ztschr. f. Naturw., Bd. 43 (1907).*
67. **Harrison, R. G.**, *Embryonic transplantation and development of the nervous system. Anat. Record, Vol. 2 (1908).*
68. **Herbst, C.**, *Vererbungsstudien. I. Ein Plan zu rationellen Studien über Vererbungserscheinungen. II. Ueber den Einfluß der Temperatur auf die Ausbildung der Seeigelbastarde. III. Ist die „Schädigung" eines der beiden Sexualprodukte von Einfluß auf das Hervortreten der väterlichen oder mütterlichen Charaktere? Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 21 (1906).*
69. — *Idem. IV. Das Beherrschen des Hervortretens der mütterlichen Charaktere. (Kombination von Parthenogenese und Befruchtung.) Ebenda, Bd. 22 (1906).*
70. — *Idem. V. Auf der Suche nach der Ursache der größeren oder geringeren Aehnlichkeit der Nachkommen mit einem der beiden Eltern. Ebenda, Bd. 24 (1907).*
71. — *Idem. VI. Die cytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. 1. Mitteil. Ebenda, Bd. 27 (1909).*
72. — *Idem. VII. Die cytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. 2. Mitteil. Ebenda, Bd. 34 (1912).*
73. **Hertwig, G.**, *Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen. Arch. f. mikrosk. Anat., Abt. 2, Bd. 77 (1911).*
74. — *Das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Seeigelei. Ebenda, Bd. 79 (1912).*
75. — *Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen. Ebenda, Bd. 81 (1913).*
76. **Hertwig, O.**, *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung, Jena 1884.*
76a. — *Ueber einige durch Centrifugalkraft in der Entwicklung des Froscheies hervorgerufene Veränderungen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 53 (1898).*
77. — *Allgemeine Biologie, Jena 1906.*
78. — *Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre, Jena 1909.*
79. — *Die Radiumstrahlung in ihrer Wirkung auf die Entwicklung tierischer Eier. Mitteil. v. Sitz.-ber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1910.*
80. — *Neuere Untersuchungen über die Wirkung der Radiumstrahlung auf die Entwicklung tierischer Eier. Ebenda.*
81. — *Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Ein Beitrag zur experimentellen Zeugungs- und Vererbungslehre. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 77 (1911).*
82. — *Versuche an Tritoneiern über die Einwirkung bestrahlter Samenfäden auf die tierische Entwicklung. Zweiter Beitrag zur experimentellen Zeugungs- und Vererbungslehre. Ebenda, Bd. 82 (1913).*
83. — *Allgemeine und experimentelle Morphologie und Entwicklungslehre der Tiere. Kultur u. Gegenw., Abt. 4, Bd. 2, zool. Teil, 1913.*

84. **Hertwig, Paula,** *Durch Radiumbestrahlung hervorgerufene Veränderung in den Kernteilungsfiguren der Eier von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 77 (1911).*

85. — *Das Verhalten des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Froschei. Ein cytologischer Beweis für parthenogenetische Entwicklung der Radiumlarven. Ebenda, Bd. 81 (1913).*

86. **Hertwig, R.,** *Ueber den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Ctbl., Bd. 32 (1912).*

86a. **Hurst, C. C.,** *Notes on some experiments in hybridisation and cross-breeding. Journ. R. Hort. Soc., Vol. 24 (1900), p. 90.*

86b. — *Mendels „law“ applied orchid hybrids. Ebenda, Vol. 26 (1901) and Vol. 27 (1902).*

87. **de Janczewski, E.,** *Monographie des Groseillers Ribes L. Genève. Mémoire couronné du prix de Caudolle par la Société de Physique et d' Hist. natur. de Genère 1907.*

88. **Jennings, H. S.,** *Heredity, variation and evolution in Protozoa. I. The fate of new structural characters in Paramaecium, with special reference to the question of the inheritance of acquired characters in Protozoa. Journ. of exp. Zool., Vol. 5 (1908).*

89. — *Heredity and variation in simplest organisms. Amer. Naturalist, Vol. 43 (1909).*

90. — *Experimental evidence on the effectiveness of selection. Ebenda, 1910.*

91. — *and* **Hargitt, G.,** *Characteristics of the diverse races of Paramaecium. Journ. of Morph., Vol. 21 (1910).*

92. — *Pure lines in the study of genetics in lower organisms. Amer. Naturalist, Vol. 45 (1911).*

93. — *The effect of conjugation in Paramaecium. Journ. of exp. Zool., Vol. 14 (1913).*

94. **Johannsen, W.,** *Elemente der exakten Vererbungslehre, Jena 1909.*

95. — *Erblichkeitsforschungen. Fortschr. der Naturw. Fsch., Bd. 3, Berlin u. Wien 1911.*

96. **Kammerer, P.,** *Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 17 (1904).*

97. — *Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I. u. II. Mitteil. Die Nachkommen der spätgeborenen Salamandra maculosa und der frühgeborenen Salamandra atra. Ebenda, Bd. 25 (1907),*

98. — *Idem. III. Mitteil. Die Nachkommen der nicht brutpflegenden Alytes obstetricans. Ebenda, Bd. 28 (1909).*

99. — *Das Beibehalten jugendlich unreifer Formzustände (Neotenie und Progenese). Ergeb. d. wiss. Med., 1910.*

100. — *Vererbung erzwungener Farbveränderungen. I. u. II. Mitteil. Induktion von weiblichem Dimorphismus bei Lacerta fiumana. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 29 (1910).*

101. — *Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei Proteus anguineus Laur. (III. Mitteil. über Vererbung erzwungener Farbveränderungen.) Ebenda, Bd. 33 (1912).*

102. — *Vererbung erzwungener Farbveränderungen. IV. Mitteil. Das Farbkleid des Feuersalamanders (Salamandra maculosa Laurenti) in seiner Abhängigkeit von der Umwelt. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 36 (1913).*

103. **Konopacki, M.,** *Ueber den Einfluß hypertonischer Lösungen auf Echinideneier. Arch. f. Zellf., Bd. 7 (1911).*

104. **Lang, A.,** *Ueber die Bastarde von Helix hortensis M. und Helix nemoralis L., Jena 1908.*

104a. — *Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. Ztschr. für ind. Abstammungslehre, Bd. 4 (1910).*

104b. — *Fortgesetzte Vererbungsstudien. Ebenda, Bd. 5 (1911).*

104c. — *Vererbungswissenschaftliche Miscellen. Ebenda, Bd. 8 (1912).*

105. **von Linden, M.,** *Die Ergebnisse der experimentellen Lepidopterologie. Biol. Ctbl., Bd. 24 (1904).*

106. **Loeb, J., King, W. O., Moore, A. R.,** *Ueber Dominanzerscheinungen bei den hybriden Pluteen des Seeigels. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 29 (1910).*

107. **Lotsy, J. P.,** *Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage, Jena 1906.*

108. **Mac Cracken, J.**, *Occurrence of a sport in Melasoma (Lina) Scripta and its behavior in heredity. Journ. of exp. Zool., Vol. 4 (1907).*

109. **Mac Farland** *und* **Boveri** *vergl. No. 11a p. 165 und 166.*

110. **Maciesza** *und* **Wrzosek, A.**, *Experimental studies on the hereditary transmission „Brown-Sequard's epilepsy" of Guinea pigs, produced by injury of sciatic nerve. (First part of experimental studies on the heredity of acquired characters.) Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie, 1910.*

111. — — *Experimente und Beobachtungen, welche beweisen, daß die durch Verletzung des Nervus ischiadicus hervorgerufenen Verunstaltungen der hinteren Extremitäten bei Meerschweinchen und weißen Mäusen auf die Nachkommen nicht vererbt werden. Arch. f. Rassen- u. Gesell.-Biol., 1911 B.*

112. — — *Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung der durch Ischiadicusverletzung hervorgerufenen Brown-Sequardschen Meerschweinchen-Epilepsie. Ebenda.*

113. **Magnus,** *Transplantation of Ovarier med sverligt Hensyn til Afkommet. Norsk Magazin for Laegevidenskab., 1907.*

114. **Mendel, G.**, *Versuche über Pflanzenhybriden. Ostwalds Klassiker der exakt. Wissensch., No. 121, Leipzig 1901.*

114a. **Meves, J.**, *Ueber Mitochondrien bezw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz., Bd. 31 (1907).*

114b. — *Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologischer Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 72 (1908).*

114c. — *Ueber Aussaat männlicher Mitochondrien im Ei bei der Befruchtung. Anat. Anz., Bd. 34 (1910).*

114d. — *Ueber die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala, Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 76 (1911).*

114e. — *Ueber das Verhalten des plasmatischen Bestandteiles des Spermiums bei der Befruchtung des Eies von Phallusia mamillata. Ebenda, Bd. 82 (1913).*

115. **Millardet, A.**, *Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mém. Soc. Sc. phys. et nat. de Bordeaux, T. 4 (1894).*

116. **Morgan, T. H.**, *The fertilisation of non-nucleated fragments of Echinoderm-eggs. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2 (1895).*

117. — *The formation of one embryo from two blastulae. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2 (1896).*

118. — *Experimental Zology, New-York 1906.*

119. — *An attempt to analyse the constitution of the chromosomes on the basis of sex-limited inheritance in Drosophila. Journ. of exper. Zool., 1911.*

120 — *and* **Cattel Eleth,** *Data for the study of sex-linked inheritance in Drosophila. Ebenda, 1912.*

121. — — *Additional data for the study of sex-linked inheritance in Drosophila. Ebenda, 1913.*

121a. — *Evolution and adaptation, New York 1903.*

122. **Nathansohn, A.**, *Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 35 (1900).*

123. **Nemec, B.**, *Ueber die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 39 (1903).*

124. **Newman, H. H.**, *The process of heredity as exhibited by the development of Fundulus hybrids. Journ. of exper. Zool., Vol. 5 (1908).*

125. **Nilsson-Ehle, H.**, *Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen. Bot. Notiser, 1908.*

126. — *Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen, Lund 1909.*

127. **Nussbaum, M.**, *Ueber die Teilbarkeit der lebendigen Materie. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 26.*

128. — *Befruchtung und Vererbung. Anat. Anz., Bd. 27 (1906).*

129. — *Mutationserscheinungen bei Tieren, Bonn 1906.*

130. **Obersteiner, H.**, *Zur Frage der hereditären Uebertragbarkeit akquirierter pathologischer Zustände. Neurologisches Ctbl., Jg. 19 (1900).*

130a. **Pearl, R.**, *The mode of inheritance of fecundity in the domestic fowl. Maine Agricult. Exper. Station, 1912.*

130b. — *The inheritance of fecundity. Popular Sc., Monthly, 1912.*

130c. — *and* **Surface, F. M.**, *Data on certain factors influencing the fertility and hatsching of eggs. Maine Agricult. Exper. Stat. Bull. No. 168, 1905.*

130d. **Pearl, R.** and **Surface, F. M.**, *Data on the inheritance of fecundity obtained from the records of eggproduction of the daughters of „200 egg" hens. Ebenda, 1909, No. 166.*
130e. — — *A biometrical study of egg production in the domestic fowl. I. Variation in annual egg production, Washington 1909.*
131. — — *On the inheritance of the barred color patern in poultry. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 30, Festbd. f. Roux (1910).*
132. **Pearson, K.**, *Mathematical contributions to the theory of evolution. On the law of ancestral heredity. Proc. Roy. Sc. London, Vol. 62 (1898).*
132a. — *The law of ancestral heredity. Biometrica, Vol. 2 (1903).*
132b. **Pictet, A.**, *Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons. Mém. de la Soc. de Physiq. et d' Hist. nat. de Genève, T. 35 (1905).*
133. — *Adaptation d'un lépidoptère à un nouveau régime alimentaire. Arch. Sc. phys. et nat. Genève, T. 28 (1909).*
134. — *Quelques exemples de l'hérédité des charactères acquis. Verh. Schweiz. nat. Ges., Bd. 1 (1910).*
135. — *Un nouveau exemple de l'hérédité des charactères acquis. Arch. sc. phys. et nat., T. 31 (1911).*
136. **Plate, L.**, *Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 3. Aufl., Leipzig, Engelmann, 1908.*
137. — *Vererbungslehre mit besonderer Berücksichtigung des Menschen für studierende Aerzte und Züchter, Leipzig 1913.*
138. **Przibram, H.**, *Aufzucht, Farbenwechsel und Regeneration der Gottesanbeterinnen (Mantidae). III. Temperatur- und Vererbungsversuche. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 28 (1909).*
139. **Rosenberg, O.**, *Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 21 (1903).*
139a. **Roux, W.**, *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Teilung des Froscheies. Breslauer ärztl. Ztschr., 1885, No. 6—9.*
140. — *Ueber die künstliche Hervorbringung „halber" Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Virchows Arch., Bd. 114 (1888), auch in Gesam. Abh., Bd. 2.*
141. — *Ueber die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung, Leipzig 1883, auch in Gesam. Abh., Bd. 2 (1895).*
142. — *Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech., H. 1, 1905.*
143. — *Ueber die bei der Vererbung blastogener und somatogener Eigenschaften anzunehmenden Vorgänge. Verh. des Naturf.-Vereins in Brünn, Bd. 49 (1911).*
143a. **Ružička, V.**, *Die Bakterien und das Vererbungsproblem. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 26 (1908).*
144. **Schiller, S.**, *Ueber künstliche Erzeugung primitiver Kernteilungsformen bei Cyclops. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 27 (1909).*
145. **Schröder, Chr.**, *Die Zeichnungsvariabilität von Abrax grossulariata. Allg. Ztschr. f. Entomol., Bd. 8 (1903).*
146. **Schultz, Walth.**, *Transplantation der Ovarien auf männliche Tiere. Ctbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat., 1900.*
147. — *Ueber Ovarienverpflanzung. Monatsschr. f. Geburtshilfe u. Gynäkologie, Bd. 16 (1902).*
148. — *Bastardierung und Transplantation. I. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 35 (1912); II. ebenda, Bd. 36 (1913).*
149. — *Vorschläge zum Studium der somatischen Vererbung, der Bastardunfruchtbarkeit und der blastogenen Insertion mit Hilfe der Keimzellenverpflanzung. Ebenda, Bd. 37 (1913).*
150. **Schwalbe, E.**, *Allgemeine Mißbildungslehre, Jena 1906.*
151. **Seeliger, O.**, *Giebt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 1 (1895).*
152. **Semon, R.**, *Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Festschr. d. Naturw. Forsch., Bd. 2., Berlin u. Wien 1911.*
153. — *Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften, Leipzig 1912.*
154. **Shull, G. H.**, *A new Mendelian ratio and several types of latency. Amer. Nat., Vol. 42 (1908).*

155. **Shull, G. H.**, *The presence and absence hypothesis. Ebenda, Vol. 43 (1909).*
156. — *The inheritance of sex in Lychnis. Botan. Gaz., Vol. 49 (1910).*
157. — *Reversible sex mutants in Lychnis dioica. Ebenda, Vol. 52 (1911).*
158. **Sitowski, L.**, *Biologische Beobachtungen über Motten. Bull. de l'Ac. de Sc. Cracovie, 1905.*
159. **Smith, G.**, *Rhizocephala. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 29. Monogr., 1906.*
160. **Spillmann, W.**, *Spurious allelomorphism. Results of some recent investigations. Am. Natur., Vol. 42 (1909).*
161. — *Barring in barred Plymouth rocks. Poultry, Vol. 5 (1909).*
162. **Standfuss, M.**, *Gesamtbild der bis Ende 1895 an Lepidopteren vorgenommenen Temperatur und Hybridisationsexperimente. Insektenbörse, Jg. 11. (1899).*
163. — *Die Resultate 30-jähriger Experimente mit Bezug auf Artbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. Verh. d. Schweiz. naturf. Ges., Luzern 1906.*
164. **Steinbrück, H.**, *Ueber die Bastardbildung bei Strongylocentrotus lividus ♂ und Sphaerechinus granularis ♀. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 14 (1902).*
165. **Stockard, Ch. R.**, *The influence of alcohol and other Anaesthetics on embryonic development. Amer. Journ. of Anat., 1910.*
166. — *An experimental study of racial degeneration in mammals treated with alcohol. Medical College, Vol. 3 (1912).*
167. — *An experimental study of racial degeneration in mammals treated with alcohol. Arch. of intern. Med., 1912.*
168. — *and* **Craig, Dor. M.**, *An experimental study of the influence of alcohol on the germ cells and the developing embryos of mammals. Arch. f. Ent.-Mech., Bd. 35 (1913).*
169. **Stolc, A.**, *Versuche betreffend die Frage, ob sich auf ungeschlechtlichem Wege die durch mechanischen Eingriff oder das Milieu erworbenen Eigenschaften vererben. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 15 (1903).*
170. **Strasburger, E.**, *Zellbildung und Zellteilung, Jena 1880.*
171. — *Neue Untersuchungen über Befruchtungsvorgänge bei Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung, Jena 1884.*
172. — *Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung, Jena 1909.*
173. — *Meine Stellungnahme zur Frage der Propfbastarde. Sitz.-ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 27 (1909).*
174. **Tower, W. L.**, *An investigation of evolutiun in Chrysomelid beetles of the genus Leptinotarsa. Carnegie Inst. of Washington, Public. No. 48; Papers of the Station for exper. Evolution No. 4, 1906.*
175. — *The determination of dominance and the modification of behavior in alternative (Mendelian) inheritance, by conditions surrounding or incident upon the germ cells at fertilization. Biol. Bull., Vol. 18 (1910).*
176. **Toyama, K.**, *Studies on the hybridology of Insects. Bull. of the College of Agriculture. Tokyo, Imp. Univ., Vol. 7 (1906).*
177. **della Valle**, *La morfologia della chromatina dal punto di vista fisico. Arch. Zool. Ital., Vol. 6 (1912).*
178. **Vernon, H. M.**, *The relation between the hybrid or parent forms of Echinid larvae. Philos. Trans. Roy. Soc. B., Vol. 190 (1898).*
179. — *Cross fertilization among Echinoids. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 9 (1900).*
180. **Vries, H. de**, *Die Mutationstheorie, Leipzig 1901.*
181. — *Ueber doppelt reziproke Bastarde von Oenothera biennis L. und Oe. muricata L. Biol. Ctbl., Bd. 31 (1911).*
182. **Wallengreen, H.**, *Zur Kenntnis des Neubildungs- und Resorptionsprozesses bei der Teilung der hypotrichen Infusorien. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 15 (1901).*
183. **Weismann, A.**, *Vorträge über Deszendenztheorie, Jena (Fischer) 1913.*
183a. **Wilson, R. Ed.**, *Experimental studies on germinal localization. I. The germregions in the egg of Dentalium. Journ. experimental Zoölogy, 1904.*
184. **Winkler, H.**, *Ueber die Umwandlung des Blattstiels zum Stengel. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 45 (1907).*
185. — *Ueber Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Ber. d. Deutschen Bot. Ges., Bd. 25 (1907).*
186. — *Solanum tubingense, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ebenda, Bd. 26a (1908).*
187. — *Ueber die Nachkommenschaft der Solanum-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Ztschr. f. wiss. Bot., Jahrg. 2 (1909).*

188. **Winkler, H.**, *Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. Ebenda, Jahrg. 1.*
189. — *Ueber das Wesen der Pfropfbastarde. (Vorl. Mitteil.) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 28 (1910).*
190. — *Untersuchungen über Pfropfbastarde. I. Teil. Die unmittelbare gegenseitige Beeinflussung der Pfropfsymbionten, Jena 1912.*
190a. — **Woltereck, R.**, *Ueber natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 1998.*
190b. — *Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Unterschiede der Daphniden. Ebenda, 1909.*
191. **Wood, T. B.**, *Note on the inheritance of horns and face colour in sheep. Journ. Agric. Sc., 1906.*
192. **Ziegler, H. E.**, *und* **Rath, O. v.**, *Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biol. Ctbl., Bd. 11 (1891).*
193. — *Die biologische Bedeutung der amitotischen Kernteitung im Tierreich. Ebenda.*
194. — *Experimentelle Studien über die Zellteilung. III. Furchungszellen von Beroë ovata. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 7 (1898).*
195. — *Die Vererbungslehre in der Biologie, Jena 1905.*
196. — *Die Erklärung der Mendelschen Regel. Zool. Anz., Bd. 33 (1908).*

Druckfehlerberichtigung.

S. 31, Zeile 6 von unten lies: 1000 + 0,263 × 70 × 24 statt: (1,000 + 0,263) × 70 × 24.

S. 37, Zeile 1 und 2 von oben lies: Kalorien pro kg und 24 Stunden statt: Kalorien pro kg und Stunde.

S. 442, Zeile 14 von unten lies: relativen statt: negativen.

Berichtigung zu Garten, die Produktion von Elektrizität, p. 125, 3. Absatz von oben:

Fräulein Buchanan hat nicht, wie ich aus ihrer kurzen Mitteilung entnahm, mit dem Kapillarelektrometer bei Eidechse und Schlange bezüglich des Elektrokardiogramms negative Resultate erzielt, sondern sie vermutete nur damals, daß man hier negative Resultate erhalten würde.

Neuerdings hat sie in einer von mir nicht mehr berücksichtigten Mitteilung (Note on the electrocardiogram, frequency of heart-beat and respiratory exchange in reptiles. Journ. Physiol. Vol. XXXIX. From the Proceed. of the Physiol. Society. Dec. 11, 1909) von Krokodil, Eidechse und Schlange Elektrokardiogramme erhalten, die ganz den Saitenkurven des Säugetierherzens entsprechen. Dagegen zeigte bei den Vögeln die R-Zacke im Vergleich zu den Kurven der anderen Tierarten die entgegengesetzte Richtung. Betreffs der Deutung s. Original.

Sachregister.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena